10e Année. — N° 2. *(Trimestriel).* Avril-Mai-Juin 1959

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

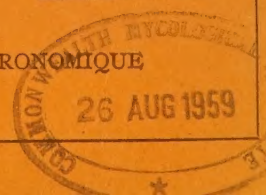
ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES
DES ÉPIPHYTIES

PATHOLOGIE VÉGÉTALE - ZOOLOGIE AGRICOLE
PHYTOPHARMACIE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
7, rue Keppler – Paris



AVIS AUX LECTEURS

Des modifications importantes sont apportées pour l'année 1959 aux Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique, en vue de mieux adapter l'ensemble de ces publications aux besoins des lecteurs. D'une part, une série nouvelle vient d'être créée : la série A *bis*, consacrée à la Physiologie Végétale, qui paraîtra 4 fois par an. D'autre part, dans les autres séries, le nombre moyen de pages a été augmenté. Désormais, les Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique comprendront les séries suivantes :

Série A — **ANNALES AGRONOMIQUES.** — Agronomie générale et science du sol — couverture crème — 6 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série A bis — **ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE.** — Couverture bleue — 4 fascicules par an d'environ 50 pages.

Série B — **ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES.** — Couverture verte — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série C — **ANNALES DES ÉPIPHYTIES.** — Couverture rouge — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série C bis — **ANNALES DE L'ABEILLE.** — Couverture ocre — 4 fascicules par an d'environ 80 pages.

Série D — **ANNALES DE ZOOTECHNIE.** — Couverture jaune — 4 fascicules par an d'environ 80 pages.

Série E — **ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE.** — Couverture grise — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

(Voir en page 3 de la couverture les conditions nouvelles d'abonnement).

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications, 149, rue de Grenelle, Paris-VII^e^.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des publications, par virement postal à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U. N. E. S. C. O.

CARACTÈRES BIOLOGIQUES DES *Locusta* DE LA FAUNE DE FRANCE ET ÉTUDE D'UN EXEMPLE DE DIAPAUSE EMBRYONNAIRE

PAR

J.-R. LE BERRE

PLAN DU MÉMOIRE

AVANT-PROPOS

CHAPITRE PREMIER

BIOLOGIE COMPARÉE DES DIVERS BIOTYPES FRANÇAIS
de *Locusta migratoria* L.

I. — Introduction.
II. — Techniques d'élevage utilisées.
III. — Caractères de l'évolution embryonnaire.
1. — *Locusta migratoria cinerascens* FAB.
2. — *Locusta migratoria gallica* REM.
3. — *Locusta migratoria de « Palavas ».*
4. — Stabilité du voltinisme chez les deux sous-espèces *L. m. gallica* et *L. m. cinerascens.*
5. — Hybridation entre les deux sous-espèces dont le voltinisme est différent *L. m. gallica* et *L. m. cinerascens.*
IV. — Caractères du développement larvaire.
V. — Fécondité des femelles.
VI. — Conclusions.

CHAPITRE II

CONDITIONS THERMIQUES DE L'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE, ET VITALITÉ CORRÉLATIVE DES ADULTES

I. — Introduction.
II. — Étude expérimentale.
1. — Élimination de la diapause par abaissement de la température d'incubation initiale.
2. — Conditions d'élimination de la diapause par simple élévation de la température d'incubation initiale.

III. — Température d'incubation initiale, intensité et évolution de l'état de diapause.
IV. — Répercussions des conditions d'élimination de la diapause sur la vitalité des insectes.
V. — Conclusions.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE DES ŒUFS DE VOLTINISMES DIFFÉRENTS PENDANT L'*ANATREPSIS*

I. — Introduction.
II. — Description des méthodes d'étude utilisées.
III. — Morphogenèse au cours de L'*anatrepsis*.
IV. — Activité mitotique.
V. — Organogenèse interne.
1. — Structure interne de l'embryon au moment de son entrée en diapause.
2. — Différenciation de quelques organes.
VI. — Intensité des échanges respiratoires.
VII. — Évolution pondérale.
VIII. — Conclusions.

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE AU COURS DE LA DIAPAUSE

I. — Introduction.
II. — Poids des œufs pendant la période de diapause.
III. — Consommations d'oxygène.
IV. — Modifications histologiques qui apparaissent pendant la période de diapause.
Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 25°C, de durée variable.
Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 33°C de durée variable.
Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 21°C et 18°C de durée variable.
Observations histologiques faites au cours de séjours à 8°C de durée variable.
V. — Conclusions.

CHAPITRE V

REPRISE DU DÉVELOPPEMENT ET BLASTOCINÈSE CHEZ L'ŒUF UNIVOLTIN

I. — Introduction.
II. — Description des modifications topographiques et structurales qui caractérisent la reprise de l'évolution embryonnaire.
1. — Observations *in vivo*.
2. — Observations *in vitro*.

III. — Caractères physiologiques liés à la réactivation effective de l'œuf univoltin.
1. — Croissance pondérale.
2. — Consommation d'oxygène en relation avec la reprise de l'activité embryonnaire.

IV. — Description des modifications d'ordre topographique, morphologique et physiologique provoquées par l'incubation complémentaire, en l'absence d'une reprise effective du développement.
1. — Études *in vivo*.
2. — Études *in vitro*.

V. — Conditions indispensables à la reprise effective du développement de l'œuf en diapause.
1. — Facteurs externes.
2. — Facteurs internes.

VI. — Étude de la blastocinèse
Phase préparatoire.
Version de 180° de l'embryon.

VII. — Conclusions.

Conclusions générales.

Index bibliographique

Liste des abréviations utilisées pour l'explication des figures.

Planches.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/annales-de-zoologie-ecologie-animale_april-june-1959_10_2

AVANT-PROPOS

L'hétérogénéité embryologique qui est observée au sein des populations naturelles du criquet migrateur *Locusta migratoria gallica* Rem. (Roehrich, 1948) ne permet pas d'aborder, immédiatement l'étude du phénomène de diapause embryonnaire. Un travail préalable de sélection est nécessaire pour obtenir un matériel vivant aussi homogène que possible. C'est ce qui a été entrepris dès le mois d'août 1948. Après deux années d'élevage au laboratoire, deux lignées de criquets ont pu être isolées, caractérisées, l'une par un développement rapide et absolument continu, l'autre par l'existence d'une diapause embryonnaire dans son cycle évolutif (Le Berre, 1951-1953).

Les insectes de la lignée univoltine ont continué par la suite à se reproduire abondamment. Dix générations se sont succédées entre 1950 et 1955 sans que surviennent jamais d'individus à développement embryonnaire sans diapause. L'apparition rigoureusement constante d'un état de repos à un même stade évolutif, chez la totalité des œufs de chaque génération, a permis d'entreprendre une étude précise du phénomène de diapause. Mais si l'on veut en outre dégager les faits d'embryogénèse particuliers à l'œuf à diapause, il est indispensable d'étudier parallèlement le développement de l'œuf sans diapause. Or, les insectes appartenant à la lignée polyvoltine, doués d'une faible vitalité et d'une fécondité médiocre (Le Berre, 1951-1953) n'ont pu être maintenus en élevage au-delà de la neuvième génération, c'est-à-dire trois générations seulement après la fin du travail préalable de sélection. En outre, la disparition presque complète des *L. m. gallica* des Landes de Gascogne rendait impossible toute nouvelle sélection d'une lignée polyvoltine apparentée à cette sous-espèce. Par ailleurs, l'étude au laboratoire de criquets migrateurs récoltés près de Palavas les Flots (Hérault) montre que les oothèques peuvent contenir côte à côte des œufs à diapause et des œufs sans diapause. Mais le caractère éminemment instable, vis-à-vis de la température ambiante, du type de développement sans diapause observé chez cet acridien, s'oppose en fait, à l'entreprise de tout travail de sélection destiné à isoler à nouveau une lignée univoltine et une lignée polyvoltine.

J'ai donc été amené à utiliser en définitive, des œufs de deux origines différentes dans mes recherches relatives au problème de la diapause embryonnaire. Les œufs à diapause sont empruntés à la lignée univoltine,

issue d'une population naturelle de *L. m. gallica*. Les œufs sans diapause proviennent d'un élevage au laboratoire d'insectes appartenant à la sous-espèce *L. m. cinerascens* FAB., naturellement polyvoltine, que l'on trouve assez aisément dans le département du Var.

Dans la réalisation de ce travail, j'ai tout d'abord cherché à définir le matériel vivant sur lequel j'allais expérimenter, et par extension, je me suis attaché à préciser les caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France. Pour cela les criquets récoltés dans diverses localités ont été mis en élevage au laboratoire dans des conditions absolument identiques pour tous, et reconnues comme étant les plus favorables au maintien de l'espèce (LE BERRE, 1951-1953).

L'étude des conditions dans lesquelles l'état de diapause peut être éliminé, m'a ensuite conduit à discuter de la valeur des différents traitements thermo-réactivants, en fonction de leur action sur la vitalité des œufs et des insectes qui en sont issus.

J'ai ensuite tenté d'analyser, d'une manière comparative, l'évolution des œufs à diapause et des œufs sans diapause, soit par la pratique de techniques histologiques, soit par des pesées, soit encore par des mesures de métabolisme. Ce faisant, les périodes Prédiapause, Diapause et Postdiapause, caractéristiques du développement embryonnaire des individus de la lignée univoltine ont fait l'objet d'une étude histologique particulière.

Enfin, le phénomène de blastocinèse, qu'on observe peu après la reprise du développement de l'œuf à diapause, a donné lieu à une série d'observations destinées à préciser les mécanismes qui en règlent le déroulement.

Ce travail a été effectué dans les laboratoires de la Station Centrale de Zoologie Agricole (Institut National de la Recherche Agronomique. Que MM. J. BUSTARRET, Inspecteur général et B. TROUVELOT, Directeur de la station me permettent de leur exprimer ici ma profonde reconnaissance pour toute la compréhension qu'ils ont toujours manifestée à mon égard.

Je remercie Mlle le Pr G. COUSIN, qui m'a toujours réservé un accueil bienveillant et amical dans son Laboratoire de Biologie Animale. En me faisant profiter de sa connaissance approfondie des problèmes de Biologie, et plus particulièrement de celui relatif au phénomène de Diapause, elle m'a permis d'aborder sans une trop grande appréhension, quant au résultat final, un sujet de recherche aussi complexe que discuté. Je lui garde une vive et respectueuse gratitude.

Je suis heureux de remercier ici M. P. GRISON, Directeur du Laboratoire de Biocœnotique et de Lutte Biologique, qui n'a jamais cessé de m'encourager dans mes recherches.

Les analyses statistiques présentées dans ce travail ont été effec-

tuées par J. Arnoux, chef du Laboratoire de Biométrie et Expérimentation Agricole (I. N. R. A.). Je lui en exprime toute ma gratitude.

Enfin, je ne saurais oublier les personnes de la Station Centrale de Zoologie Agricole qui m'ont aidé à divers titres dans l'accomplissement de ce travail. Mme Hogrel, Mlles Boulay et Niore, MM. Biliotti et Chevin. Je leur en garde une vive reconnaissance.

CHAPITRE I

BIOLOGIE COMPARÉE DES DIVERS BIOTYPES FRANÇAIS de *Locusta migratoria* L.

I. — INTRODUCTION

Les populations de criquets qui existent en France de façon endémique ont été réparties, à la suite des travaux biométriques, en trois groupes parmi lesquels deux seulement possèdent actuellement la valeur de sous-espèce. Les régions côtières atlantiques sont occupées par *Locusta migratoria gallica* REM., sous-espèce qui donna lieu, entre 1944 et 1947 à d'importantes migrations dans sa phase *gregaria*. Le Bassin méditerranéen occidental comprend la seconde sous-espèce biométriquement définie : *Locusta migratoria cinerascens* FAB. dont l'habitat s'étend sur tout le littoral, à l'exception d'une petite bande de terre, située entre Palavas et Maguelonne, où vit le troisième type de criquet dit *Locusta migratoria* de « Palavas » dont la grande taille est le principal caractère discriminatif. L'examen des polygones de fréquence représentant la variation individuelle de la taille au sein de chacune de ces trois populations (fig. 1, p. 110) indique que, si la taille permet de distinguer assez aisément *L. m. gallica* et dans une certaine mesure, *L. m. cinerascens* du criquet de « Palavas », elle ne permet généralement pas le choix entre *L. m. gallica* et *L. m. cinerascens*. Toutefois, il est bien évident que le simple examen d'histogrammes de ce genre ne saurait montrer que des tendances générales.

La question se pose alors de savoir si chacun des trois types de criquets migrateurs actuellement reconnus en France peut être caractérisé biologiquement. Il faut convenir que ce que l'on sait actuellement de la biologie des criquets migrateurs localisés en France se résume à fort peu de chose. Selon ROUBAUD (1947) et REMAUDIÈRE (1947-1948), la situation peut être définie de la manière suivante :

— L'ontogénèse serait du type polyvoltin chez *L. m. cinerascens*, du type univoltin chez la sous-espèce *L. m. gallica* et chez le criquet de Palavas ; l'arrêt du développement se situe alors au stade œuf.

— Au cours de l'évolution larvaire, les criquets *cinerascens* et *gal-*

lica (1) présenteraient cinq mues tandis que le type de Palavas passerait toujours par six stades avant d'atteindre la forme adulte.

Cette première documentation rend compte, par conséquent, de différences biologiques susceptibles de compléter les données biométriques

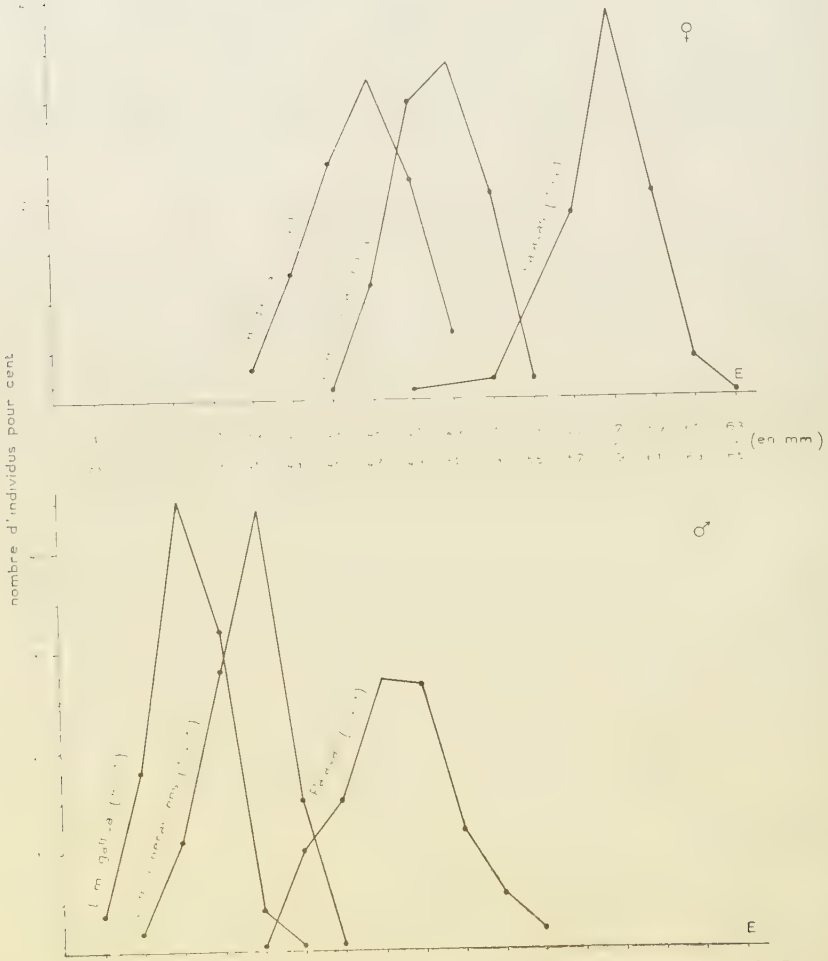


FIG. 1. — Polygones de fréquence des longueurs élytrales des sous-espèces européennes de *Locusta migratoria* L. (D'après G. Remaudière, 1948.)

(1) ROEHRICH en 1948 signale la présence de six stades larvaires chez certains individus de *L. m. gallica* et émet l'hypothèse d'une relation de causalité entre grégarisme et nombre de mues. Le fait que cet auteur ait « catalogué » ses récoltes de jeunes larves selon la taille et non à la suite d'un dénombrement systématique des mues au fur et à mesure de leur apparition me conduit à douter un peu de l'exactitude de tels résultats d'autant plus que je n'ai jamais observé de criquets ayant présenté plus de cinq stades larvaires bien qu'appartenant à cette même sous-espèce, et cela en dépit de conditions d'élevages très variées (LE BERRE, 1951).

déjà acquises. En fait, des travaux plus récents concourent à montrer que de telles distinctions ne peuvent être acceptées dans leur intégralité. D'une part, un certain pourcentage de la population du criquet *gallica* est capable, dans la nature, de se développer sans diapause, c'est-à-dire comme le fait *L. m. cinerascens* (Roherich, 1948). D'autre part, des observations préliminaires m'ont amené à considérer que l'évolution embryonnaire et larvaire du criquet de Palavas ne se déroule pas de façon aussi homogène que l'a prétendu Remaudière (1948) ce qui signifie par exemple que le nombre des mues peut être, soit de cinq, soit de six, au moins chez les mâles, comme cela se passe pour *Locusta migratoria capito* Sauss. (Zolotarewsky, 1933).

Face à ces imprécisions, lacunes, ou contradictions, intéressé par une connaissance biologique aussi exacte que possible du matériel vivant que je me proposais d'utiliser dans mes recherches sur le problème de la diapause embryonnaire, j'ai commencé par entreprendre l'étude comparée du cycle évolutif des Locustes français. Mais un tel travail expérimental, mené dans son ensemble, aurait demandé un déploiement de matériel considérable, ainsi qu'un très gros travail de dénombrement particulièrement délicat, et quelque peu incertain, du fait de la mortalité accrue dans les élevages dont l'effectif est très nombreux. J'ai donc renoncé à le réaliser entièrement, préférant me limiter aux quelques étapes du cycle évolutif faisant l'objet d'incertitudes.

Ainsi, après m'être attaché à réviser le développement embryonnaire puis larvaire, des trois biotypes français, j'ai cherché à préciser la fécondité des adultes sous les quatre aspects déjà mentionnés par Maud. J. Norris (1950-1952) :

1° Délais de maturation sexuelle,

2° Nombre d'oothèques déposées,

3° Quantité d'œufs contenus dans les oothèques,

4° Rythme de ponte.

Il eût été indiscutablement plus rationnel de mener ces recherches parallèlement au laboratoire et dans la nature, le second constituant le contrôle écologique du premier. Les conditions artificielles, propres au laboratoire, risquent toujours de masquer, sinon de modifier, certains phénomènes physiologiques importants, en perturbant plus ou moins intensément le métabolisme de l'animal en expérience. Mais, la possibilité de dénouer la trame complexe des facteurs climatiques, et d'analyser alors successivement le rôle de chacun d'eux – tous autres demeurant constants — conduit, dans de nombreux cas, à la mise en évidence de corrélations inobservables autrement. Enfin, il peut être admis que des différences physiologiques qui se font jour sous des conditions ambiantes rigoureusement identiques, peuvent être regardées comme la conséquence de structures internes dissemblables. Dans ce cas, il y a lieu d'indiquer

si la variation entre les différentes populations est significativement différente de la variation individuelle susceptible d'exister au sein de chaque population.

Dans l'impossibilité matérielle de travailler l'écologie du criquet migrateur français dans ses foyers permanents, je n'en ai donc pas moins entrepris l'étude dans les limites du laboratoire, réservant à l'avenir la possibilité d'en vérifier les résultats sous les conditions naturelles.

II. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE UTILISÉES

Les méthodes d'élevage adoptées sont très voisines de celles qui ont été exposées dans un précédent travail (Le Berre, 1951).

L'utilisation de grandes armoires climatisées (33°C ± 1/2° et 60 p. 100 H. R.) et continuellement aérées, m'a permis de travailler sur un nombre relativement grand d'insectes soumis à des conditions ambiantes aussi identiques et constantes que possible. De plus, la standardisation des flacons d'élevage, de l'alimentation et du nombre des insectes placés ensemble, a également ajouté à la précision de la technique.

Les insectes, ramassés dans la nature, sont répartis par couples et mis en élevage au laboratoire.

Les oothèques, relevées chaque jour, sont placées à l'intérieur de sable fluvial convenablement humidifié et soumis à une température d'incubation réglée à un demi degré près. Quelques jours plus tard, les œufs sont dénombrés, puis posés à même le sable humide et réintroduits en incubateur. Seules, les oothèques venant d'être déposées (matière spumeuse d'un blanc laiteux, et œufs de couleur jaune d'or) sont utilisées pour les études morphologiques, histologiques et physiologiques. Les autres pontes, dont l'âge n'est connu qu'à 12 h près, servent à assurer la pérennité des élevages au laboratoire et aux expériences portant sur les conditions thermiques de l'élimination de la diapause.

Les larves néonates sont mises en élevage selon la technique décrite en 1951. Dans tous les cas, un étiquetage précis assure le protocole rigoureux de toutes les expériences effectuées, ce qui autorise en cas de nécessité, l'analyse statistique des résultats. Le nombre de quinze jeunes larves par récipient n'est jamais dépassé. Dès la troisième mue, la quantité d'individus placés ensemble est ramenée à quatre ou six, afin d'éviter les accidents dus au cannibalisme et aux épizooties toujours à craindre lors de la pratique d'élevages denses. Enfin les couples sont constitués au fur et à mesure de l'apparition des adultes. La durée de maturation sexuelle et la fécondité des femelles sont méticuleusement notées. A leur mort, les insectes sont piqués, séchés et placés en collection selon les techniques adoptées dès 1948.

III. — CARACTÈRES DE L'ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE

1. — Locusta migratoria cinerascens Fab.

Récoltés à différentes périodes de l'année depuis 1950 dans le département du Var, près de Hyères, les insectes de cette sous-espèce se sont toujours montrés de type polyvoltin. Cette observation ne fait donc que confirmer des résultats antérieurs acquis par G. Cousin (Communication personnelle, 1947) et E. Roubaud (1947). De plus, la descendance des individus appartenant à cette sous-espèce, suivie à plusieurs reprises pendant six ou neuf générations successives, ne comprend jamais d'insectes dont l'évolution embryonnaire est caractérisée par une période de repos obligatoire. Mais, la consanguinité répétée, et le forçage dû aux conditions thermiques adoptées dès le départ, amènent une perte plus ou moins importante de la vitalité des œufs dès la quatrième génération. Enfin, sans avoir cherché à établir de façon systématique la courbe de développement de l'œuf en fonction de la température d'incubation, j'ai pu cependant constater les durées moyennes suivantes : 12,8 jours à 33°C, 23,7 jours à 25°C, 45 jours à 20°C et 66 jours à 18°C.

On peut déduire de cette première série d'observations que le développement embryonnaire de *L. m. cinerascens* est comparable à celui des sous-espèces *L. m. migratoroides, phasis solitaria* L. (Hamilton, 1936 et 1950), *L. m. capito, phasis solitaria* (Zolotarewsky, 1933), *L. m. gallica, phasis transiens* (lignée polyvoltine isolée au laboratoire Le Berre, 1951-1953). Il faut en outre signaler la stabilité de ce type de développement sans diapause aux diverses températures d'incubation.

2. — Locusta migratoria gallica Rem.

Des récoltes de criquets, effectuées dans la région de Vannes (Morbihan) en août 1950, puis dans deux localités différentes du département de la Gironde, Lacanau et Andernos-les-Bains en septembre 1952-1953 et 1954, ont permis de préciser la biologie de la phase *solitaria* appartenant à cette sous-espèce, puis de confronter ses caractères embryologiques avec ceux, déjà connus, des phases *gregaria* et *transiens* (Remaudière, 1947, Le Berre, 1951-1953). Malgré le très petit nombre d'insectes ramassés (au total 7 mâles et 10 femelles) la grande fécondité de ces insectes a permis la récolte au laboratoire d'un millier d'œufs de première génération. Placés à 33°C, la majorité des œufs (94 p. 100) entrent en diapause, tandis que de rares éclosions sont observées entre les 14e et 20e jours d'abord (1 p. 100) puis, avec un retard pouvant atteindre une centaine de jours (5 p. 100). Il ne fait donc aucun doute que cette descendance comprend les trois types d'œufs déjà remarqués chez la phase

transiens (Le Berre J. R., 1951-1953) et même chez la phase *gregaria* si l'on assimile à ces observations, les données obtenues des quelques larves écloses prématurément dans les élevages de Remaudière (1947).

La sous-espèce *L. m. gallica* présente dans ses trois phases une grande unité sur le plan embryologique. Pour une minorité, le développement

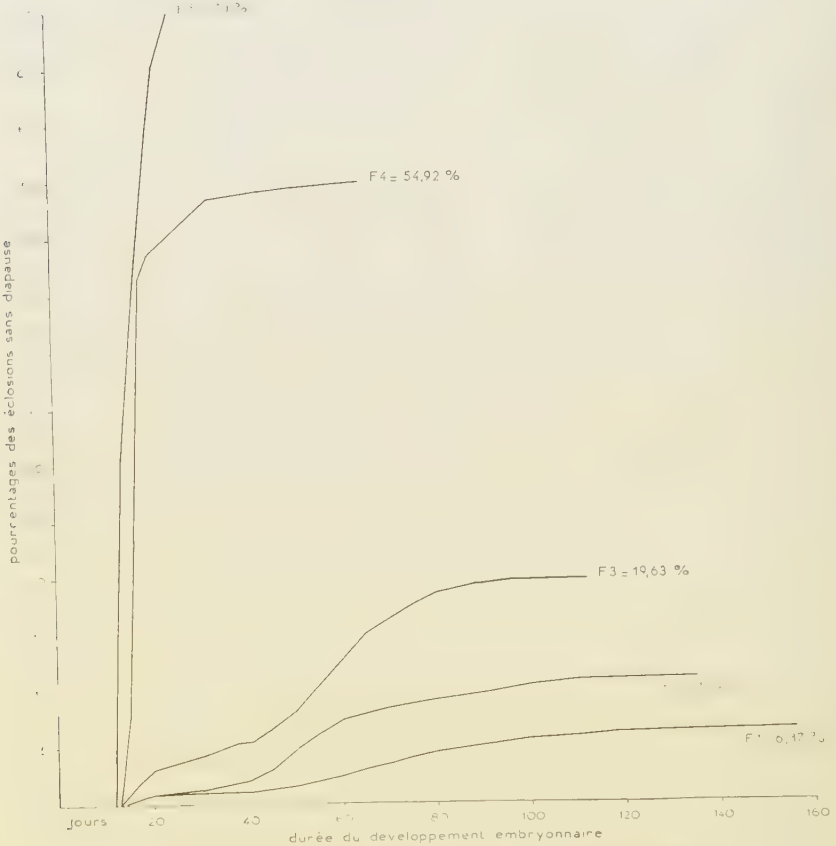


Fig. 2. — Courbes cumulatives des larves de *L. m. gallica* Rem. écloses sans diapause pendant cinq générations successives.

des œufs se déroule de façon continue, bien qu'un retard de quelques jours soit généralement observé par rapport aux sous-espèces naturellement polyvoltines. De plus, si quelques œufs, après avoir connu une période de repos plus ou moins longue, sont capables de terminer leur organogénèse et d'éclore sans le secours d'une intervention réactivante quelconque (*Diapause intermédiaire*), la majorité des œufs entre en *diapause vraie* et y demeure indéfiniment, à moins qu'elle ne soit « hivernée »

naturellement ou artificiellement. Le stade auquel l'embryon se trouve ainsi bloqué dans l'œuf est le même, quel que soit le type de diapause. Il précède de peu la fin de l'*Anatrepsis* (1), comme on le verra dans le troisième chapitre. Il est probable que la ségrégation de deux biotypes embryologiquement distincts aurait pu être obtenue avec une population de criquets solitaires plus abondante, comme ce fut le cas pour la phase *transiens* (Le Berre, 1951-1953, et fig. 2, p. 114).

Il n'en demeure pas moins qu'une « lignée pure » de criquets univoltins a été aisément isolée de la récolte de 1953 et qu'elle se maintient de *façon très stable en dépit de multiples variations des conditions de milieu essayées à titre expérimental* (voir p. 122 à 124).

3. — Locusta migratoria de Palavas.

Le développement des œufs de ce criquet n'a donné lieu, jusqu'à présent, à aucune étude rigoureuse, que ce soit dans la nature ou au laboratoire. Cependant, de l'absence de jeunes larves au cours des mois de septembre et d'octobre, Remaudière (1948) déduit qu'il existe chez cet acridien une diapause embryonnaire obligatoire, du même type que celle qu'il avait déjà reconnue chez *L. m. gallica* (1947). Sur la récolte à Palavas d'une larve au stade III, le 21 août 1946, cet auteur écrit :

«...Cette larve ne pouvait provenir de l'éclosion prématurée d'une oothèque récemment pondue (en effet, en 1946, les premières pontes n'ont pas été déposées avant le 25 ou 30 juillet ; si l'on compte un minimum de 15 à 20 jours pour l'incubation, on voit que les éclosions de seconde génération n'auraient pu se produire avant le 15 août ; or, notre larve était au stade III le 21 août)... »

Outre le terme de seconde génération qui ne peut convenir dans le cas présent, un tel raisonnement pèche par son manque de preuves. Aucun des arguments ci-dessus ne vient en effet, empêcher de réfuter l'hypothèse contraire, selon laquelle les premiers œufs auraient été déposés quelques jours avant le 25 juillet (vers le 20 juillet par exemple). Dans ce cas, des larves au stade III auraient pu être observées dans la nature à la date indiquée par l'auteur.

En fait, l'absence de diapause embryonnaire, au moins chez un certain nombre d'œufs comme cela se produit pour la sous-espèce *L. m. gallica*, ne peut être niée d'emblée, en dehors de toute vérification expérimentale. De mes recherches dans ce domaine, conduites pendant quatre années consécutives sous des conditions ambiantes constantes, il ressort, en toute certitude, qu'il y a réellement coexistence d'œufs à diapause et d'œufs sans diapause dans la majorité des oothèques. Mais il y a lieu

(1) Déplacement de l'embryon de la face ventrale à la face dorsale de l'œuf.

d'insister sur le caractère très particulier du type de développement sans diapause chez le criquet de Palavas, d'où l'utilité de détailler avec soin les résultats obtenus, afin de pouvoir en discuter ultérieurement le sens.

a Évolution embryonnaire aux températures relativement élevées de 30° et 33°C.

Parmi les œufs placés à 33°C sitôt pondus, il en est presque toujours un petit nombre qui éclôt entre les 14e et 16e jours. Les autres œufs ne sont capables de terminer leur développement qu'après avoir été soumis à un traitement réactivant efficace. Le taux moyen des œufs sans diapause contenus dans les oothèques est susceptible de varier avec la femelle, l'année et la période de récolte au cours d'une même année (tableau I, p. 110). De plus, l'échantillonnage des élevages montre que six femelles sur huit en 1040 et sept femelles sur onze en 1951 déposent des oothèques au sein desquelles coexistent les deux types de développement embryonnaire, tandis que les autres femelles pondent uniquement des œufs à diapause. Une telle variabilité ne constitue pas en soi un fait exceptionnel, car de nombreux cas semblables ont déjà été relevés chez différents insectes parmi lesquels il convient de citer tout particulièrement :

Dociostaurus maroccanus (Bodenheimer et Shulov, 1951),
Gryllulus commodus (Browning, T. O., 1952),
Locustana pardalina (Mathee, 1951),
Locusta migratoria (Yakhimovich, 1951),
Locusta migratoria gallica (Le Berre, 1951),
Melanoplus bivittatus (Church et Salt, 1952),

Tableau I

Pourcentage des descendances Palavas de première génération, écloses sans diapause embryonnaire à 33°C, selon la période et l'année des récoltes.

Date des récoltes	Nombre de femelles utilisées	Nombre d'œufs mis à 33°C	Nombre total des larves écloses sans diapause	Durée de l'embryogénèse	Pourcentage des eclosions sans diapause
18 août 1949.....	4	250	37	13 à 16 jours	14,8 %
Début sept. 1949..	4	320	64	14 à 15 jours	20 %
Fin septembre 1949	18	709	168	13 à 17 jours	23,6 %
Fin septembre 1950	21	996	228	13 à 17 jours	22,8 %
Fin septembre 1951	11	806	105	12 à 16 jours	13,02 %
Mi-septembre 1951	4	450	72	13 jours	16 %

Melanoplus differentialis (Burdick, 1937, Bodine et Robbie, 1940), *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Parker, 1930).

La diversité des pourcentages d'œufs de chacun des deux types, selon la période de l'année, rappelle par ailleurs le cas *Gryllulus commodus* exposé par Browning (1952). Mais rien dans la présente expérimentation, pas plus que dans celle de Browning, ne renseigne sur les mécanismes qu'implique cette variabilité naturelle.

Enfin, il y a lieu de signaler qu'à 30°C, les œufs se comportent sensiblement comme à 33°C ; cependant, il m'est impossible d'affirmer que les pourcentages de développement sans diapause sont les mêmes dans ces deux cas, n'ayant pu exécuter d'études comparatives précises.

b) Évolution embryonnaire aux températures modérées comprises entre 25° et 16°C.

Les résultats obtenus dans cette série expérimentale diffèrent notablement de ceux recueillis à 33°C et 30°C. En effet, en dépit des durées d'exposition à 25°C et 20°C dépassant 100 jours, et à 16°C supérieures à 200 jours, aucun œuf ne parvient à terminer son embryogénèse. L'observation sous la loupe binoculaire, montre que chaque embryon se trouve bloqué dans son organogénèse au stade proche de la « *fin Anatrepsis* », c'est-à-dire juste avant que s'amorce la blastocinèse *sensu-stricto*. Ainsi, contre toute prévision, les œufs qui se développent sans montrer de période de repos à 33°C et à 30°C, se comportent comme des œufs à diapause entre 25°C et 16°C.

Par conséquent, *s'il ne fait aucun doute que deux types d'œufs coexistent dans la majorité des oothèques déposées par le criquet de Palavas, il est indispensable d'accorder une attention toute spéciale aux quelques œufs qui sont susceptibles de se développer selon deux procédés, à priori très différents, compte tenu de la température d'incubation.* L'instabilité qui se manifeste dans ces conditions constitue un phénomène encore peu connu, pour lequel des températures *pourtant supérieures au zéro de développement*, agissent à l'instar de conditions nettement défavorables.

Le seul cas qui s'en approche directement peut être à nouveau celui de *Gryllulus commodus* chez qui Browning (1951) observe également une étroite relation entre le pourcentage des œufs à développement sans dipause et la température ambiante.

L'absence, en été, de jeunes larves dans la région de Palavas peut simplement résulter de l'étroite association qui paraît exister entre les températures élevées et le développement sans diapause. Certes, des températures supérieures à 30°C, voire 35°C, sont communément rencontrées au cours des mois juillet et août, mais il convient de signaler qu'elles intéressent quelques heures seulement de la journée. Le dévelop-

pement des œufs déposés dans le sol par le criquet de Palavas, se déroule donc, pour une large part dans une condition thermique inférieure à 30°C, c'est-à-dire favorable à l'installation d'un état de diapause. L'exposé d'expériences comportant l'utilisation de différentes températures d'incubation, diversement combinées (p. 110 à 122) justifie un tel raisonnement.

On est ainsi amené à considérer qu'un certain nombre d'œufs pondus par le criquet de Palavas ne termine pas son développement dans la nature, faute de conditions thermiques suffisamment élevées. Il s'agit là d'un type de diapause très particulier qui apparait normalement dans les conditions naturelles de l'habitat, mais qu'il est toujours très aisé d'inhiber au laboratoire. Ceci n'est pas sans rappeler certains cas de diapause liés à la durée de l'éclairement.

On sait que certaines races de Ver à Soie sont naturellement bivoltines, la seconde génération étant toujours caractérisée par une diapause embryonnaire. L'analyse des conditions naturelles qui agissent au cours du développement des individus appartenant aux première et seconde générations de ces races bivoltines, jointe à une expérimentation rigoureuse au laboratoire, montre que l'entrée en diapause est étroitement associée aux longues photopériodes opérant à des températures élevées (Kogure, 1933). Or, pressentie par Dawson (1931), clairement exprimée par Kogure (1933), l'influence de la photopériode sur la diapause en général, et son induction en particulier, fut par la suite retrouvée et précisée par de nombreux chercheurs : Baker (1935), Dickson (1946), Way et alt. (1949), Lees (1950-1954), de Wilde (1953), Bonnemaison et Missonnier (1955), etc.

Il ressort de l'ensemble des travaux qui ont été effectués dans ce domaine, que la diapause peut être inhibée, soit par de courtes photopériodes et même l'obscurité complète alliées à des températures modérées (*Bombyx mori* par exemple), soit par de longues durées d'éclairement associées à des températures relativement élevées, tels les exemples suivants : *Carpocapsa pomonella*, *Laspeyresia molesta*, *Leptinotarsa decemlineata*. Tout semble se passer comme si de tels cas de diapause, observés dans la nature, résultent de conditions de température ou d'éclairement défavorables au développement continu de l'Insecte.

Selon la terminologie introduite par Steinberg et Kamensky (1950) et reprise par Lees (1955), il s'agirait là de types de diapause « facultative ». Il est néanmoins curieux de constater que l'arrêt de développement induit de cette manière vient toujours se placer à un même stade morphologique pour une espèce donnée, et qu'il ne peut plus être éliminé d'emblée par le seul retour de conditions ambiantes « favorables ». Un séjour à des températures relativement basses s'avère alors nécessaire pour amener une réactivation ultérieure satisfaisante.

En dépit de nombreuses études faites dans le but d'élucider les pro-

blèmes posés par le phénomène de la diapause, on remarque qu'il est toujours impossible d'établir une distinction d'ordre physiologique entre les repos fortement inscrits dans le cycle d'une espèce, et dont aucune modification de milieu ne semble capable de perturber les mécanismes, et les arrêts de développement aisément contrôlables par un ou plusieurs d'entre les agents composant l'environnement.

c) Évolution embryonnaire aux températures 25° et 33° C diversement combinées.

Il était logique, après m'être attaché à définir le type de développement embryonnaire du criquet de Palavas, de chercher à préciser quelques-uns des mécanismes. Le problème se pose de savoir s'il y a un moment à partir duquel l'œuf dont le voltinisme est contrôlé par la température ambiante, a acquis définitivement son mode de développement, de telle sorte qu'une exposition ultérieure à température élevée (33°C) ou modérée (25°C) ne parvient plus à en modifier le cours.

En outre, si un tel moment est à envisager, il y a lieu de rechercher s'il correspond à une étape déterminée de la morphogénèse embryonnaire.

Dans le but de donner une solution à ce problème, des lots d'œufs sont exposés pendant une période plus ou moins longue à 33°C et 25°C, puis transportés respectivement à 25°C et 33°C.

Une expérience préliminaire de contrôle montre tout d'abord que les œufs placés à 33°C immédiatement après la ponte *éclosent dans leur totalité* entre les 13e et 15e jours, tandis qu'aucun de ceux qui sont continuellement maintenus à 25°C ne dépasse le stade *Anatrepsis*, même après une durée d'incubation de 60 jours. En accord avec ce qui précède la forme de diapause ainsi observée paraît essentiellement liée à la température qui agit sur les œufs, immédiatement après la ponte. Le fait que les embryons entrent en quiescence avant la blastocinèse, invite à regarder la fin *Anatrepsis* comme une étape critique, qui ne peut être franchie que sous des conditions particulières, dont la température d'incubation constitue l'un des facteurs externes actifs.

Lorsque les œufs initialement incubés à 33°C sont placés à 25°C, les faits suivants sont observés.

1. — Le développement se déroule sans période de repos toutes les fois que la durée de l'incubation initiale à 33°C est supérieure ou égale à quatre jours.

2. — Les œufs qui ne sont restés que trois jours et demi à 33°C parviennent difficilement à terminer leur développement. On observe en effet : 10 p. 100 d'éclosions dans les délais normaux et 30 p. 100 qui présentent un retard moyen de 35 jours. Les autres œufs n'arrivent à éclore que entre les 65e et 80e jours. Cet échelonnement des éclosions rap-

pelle les cas de *diapause intermédiaire* déjà décrits chez la sous-espèce *L. m. gallica*.

3. — Enfin si la durée d'incubation à 33°C est égale ou inférieure à trois jours, les œufs exposés par la suite à 25°C sont incapables de dépasser le stade *Anatrepsis*. Tous les œufs entrent en diapause de telle sorte que le premier séjour à 33°C paraît être resté sans effet.

Cette première série de résultats montre que le type d'évolution embryonnaire n'est pas déterminé d'emblée par la température d'incubation initiale. Il existe une période d'une certaine durée, au cours de laquelle les particularités métaboliques propres au type de développement sans diapause s'inscrivent à l'intérieur de l'œuf. Un séjour de trois jours et demi à 33°C est insuffisant pour que l'œuf acquièrt tout le potentiel dynamique nécessaire à une évolution continue, sans phase de repos. Dans ce cas, il y a ralentissement plus ou moins marqué des phénomènes d'organogénèse lorsque la condition thermique est abaissée à 25°C et un état de repos temporaire, d'une durée variable, s'établit.

C'est par conséquent entre les troisième et quatrième jours d'incubation à 33°C que l'embryon devient capable de se développer sans diapause, même dans le cas d'une chute de la température ambiante. Pendant ces vingt-quatre heures passées à 33°C, l'organisation embryonnaire se complique considérablement. L'examen de la morphologie externe permet tout d'abord d'assimiler les embryons âgés respectivement de trois et quatre jours aux stades VI et VIII de la nomenclature adoptée dans le présent travail (fig. 12, p. 169). Les images histologiques révèlent un cerveau et une chaîne nerveuse fraîchement édifiés ainsi qu'un corps subœsophagien nettement différencié.

Ainsi qu'on le voit, la période au cours de laquelle le type dynamique de l'embryogénèse se dessine peut être définie assez aisément. Toutefois, il n'est pas actuellement possible de dire s'il y a une relation précise entre l'un des tissus embryonnaires déjà différenciés et le type de développement adopté, ou si ce dernier n'est que le résultat de propriétés particulières acquises progressivement par l'ensemble des tissus de l'embryon.

Les œufs placés à 33°C après avoir été initialement incubés à 25°C présentent un mode d'évolution en rapport avec la durée du séjour à cette dernière température. Il a déjà été signalé ci-dessus que tous les œufs entrent en diapause lorsqu'ils sont continuellement maintenus à 25°C. Lorsque la durée d'exposition à cette température est inférieure ou égale à dix jours, une incubation consécutive à 33°C permet d'obtenir l'éclosion des œufs dans les délais normaux. Dans ce cas, aucun arrêt de développement n'est donc observé. Par contre, si l'incubation à 25°C se prolonge au-delà de dix jours, pour cependant rester inférieure à vingt jours, les œufs placés ensuite à 33°C éclosent de façon très échelonnée. Il faut alors signaler que la distribution des éclosions est d'autant plus

dispersée dans le temps que la durée d'exposition préliminaire à 25°C a été plus longue. Enfin, une durée d'incubation supérieure à 20 jours entraîne, dans la majorité des cas, l'entrée définitive en diapause.

L'étude embryologique comparative des œufs placés à 33°C et à 25°C aussitôt pondus, montre que les dix premiers jours passés à 25°C équivalent aux quatre premiers jours d'incubation à 33°C. Le niveau d'organisation externe atteint à 25°C par l'embryon qui s'avère capable de se développer par la suite sans diapause lorsque la température s'élève au-dessus de 30°C est représenté par le stade VIII de la figure 12 (p. 169).

Chez les embryons demeurés plus de dix jours à 25°C, on note l'apparition progressive d'un état de diapause. Toutefois, la suspension évolutive n'est que temporaire tant que la durée de l'incubation à 25°C ne dépasse pas vingt jours. Au-delà de cette période, la diapause devient définitive, et pourra être levée seulement dans le cas d'une hivernation naturelle ou artificielle.

C'est par conséquent entre les dixième et vingtième jours d'incubation que l'embryon paraît s'engager de façon irréversible dans la voie du développement de type univoltin. On note, pendant ces dix jours un ralentissement des processus organogénétiques ainsi que la disparition graduelle des mitoses (voir page 172 et suivantes).

L'embryon atteint le stade morphologique XII (fig. 12, p. 169) et le niveau d'organisation interne est encore rudimentaire bien que sensiblement supérieur à celui qui caractérise l'embryon âgé de quatre jours à 33°C.

On reconnaît aisément :

— Un système nerveux composé de ses trois lobes céphaliques et de sa chaîne ganglionnaire ventrale.

— Un corps subœsophagien constitué de cellules hypertrophiées à cytoplasme très éosinophile.

— Un tube digestif incomplètement édifié. Il est seulement formé des deux invaginations stomodéale et proctodéale d'origine ectoblastique.

— Les coelomes dont la distribution est métamérique.

— La paroi dorsale provisoire faite d'une fine membrane cellulaire.

— Les premiers sinus sanguins latéraux.

Au vingtième jour d'incubation à 25°C, toute activité mitotique a disparu et les besoins en oxygène de l'œuf ne représentent plus que le quart de ce qu'ils sont au onzième jour.

En résumé, on constate chez l'œuf au voltinisme contrôlé par la température ambiante, trois périodes successives :

— La première commence lorsque l'œuf vient d'être pondu et se continue jusqu'à ce que l'embryon présente une morphologie comparable aux stades VI à 33°C et VIII à 25°C. Elle est caractérisée par une très

grande variation physiologique, en sorte que des changements de température sont capables de modifier profondément le voltinisme de l'œuf.

— La seconde période se place entre les stades VI et VIII à 33°C, VIII et XII à 25°C. Elle correspond déjà à une orientation du métabolisme embryonnaire vers l'un ou l'autre des deux types de voltinisme. On remarque l'apparition de cas de *diapause intermédiaire*, quelle que soit la température d'incubation initiale.

— Au cours de la troisième et dernière période, le voltinisme de l'œuf ne peut plus être modifié sous la simple influence de la température ambiante. Elle s'étend au-delà du stade VIII pour les œufs primitivement incubés à 33°C, au-delà du stade XII lorsque l'incubation se déroule d'abord à 25°C.

4. — Stabilité du voltinisme chez les deux sous-espèces L. m. gallica et L. m. cinerascens.

La mise en évidence chez l'œuf du criquet de Palavas de cas de diapause inhibée par des températures égales ou supérieures à 30°C, rendait nécessaire une expérimentation parallèle sur les deux sous-espèces *L. m. gallica* et *L. m. cinerascens*.

Or, on constate que l'incubation à des températures extrêmes n'entraîne aucune modification du voltinisme naturel à l'intérieur de la descendance du criquet *L. m. cinerascens*. Un séjour de durée variable, à des températures inférieures au zéro de développement, provoque un arrêt de développement momentané. Mais, l'évolution embryonnaire reprend dès que la condition thermique s'élève au-dessus du seuil. De plus, la descendance n'est pas affectée par ce traitement, même lorsqu'il est appliqué sur plusieurs générations successives d'une même lignée polyvoltine.

Pareillement, les criquets de la sous-espèce *L. m. gallica* peuvent être élevés à différentes températures sans que le voltinisme des lignées soit modifié (Le Berre, 1951). Comme on le verra dans le prochain chapitre, on peut *agir sur l'intensité de l'état de diapause, mais à aucun moment, il n'est possible d'empêcher les œufs d'entrer en diapause.*

La température s'avère par conséquent incapable d'introduire une diapause dans les lignées polyvoltines de *L. m. cinerascens* ou d'entraîner un développement rapide des lignées univoltines de *L. m. gallica*, contrairement à ce qui est observé chez *Locusta migratoria* L. de Palavas (p. 116), *Gryllulus commodus* (Browning, 1952), *Heliothis armigera* (Dittman, Weiland, Guill., 1940). Il convient alors de rechercher si d'autres modifications du milieu ambiant sont susceptibles d'apporter un changement quelconque dans le voltinisme naturel des lignées de *L. m. cinerascens* et de *L. m. gallica*.

a) Régime alimentaire.

La qualité de l'aliment est susceptible d'affecter profondément le cycle de plusieurs espèces d'insectes. La faible teneur en eau de l'aliment contrôle l'entrée en diapause des chenilles de *Loxostege sticticalis* (STRELNIKOV, 1936), *Platyedra gossypiella* SQUIRE, 1930) et *Diatraea lineolata* (KEVAN, 1944). Chez *Euproctis phaeorrhoea*, c'est l'âge des feuilles destinées à nourrir les chenilles qui intervient (GRISON, 1947).

Plus généralement même, les qualités générales du substratum nutritif ont leur répercussion sur le cycle des parasites. *Trichogramma* (MARCHAL, 1930), *Melittobia chalybii* (SCHMEILER, 1933). Ces différents résultats ne font d'ailleurs que confirmer les résultats obtenus par G. COUSIN (1932) sur le déterminisme alimentaire de la diapause chez *Lucilia sericata*.

Des criquets univoltins ou polyvoltins nourris des espèces végétales suivantes : *Phragmites communis*, *Zea Maïs*, *Carex* sp., *Sasa japonica*, *Phyllostachys* sp. cueillies à des stades végétatifs très jeunes ou au contraire très âgés (feuilles presque sèches) donnent une descendance dont le voltinisme ne paraît pas autrement affecté. Pas plus que la température, la nature de l'aliment et par extension, l'eau, ne semble susceptible de perturber le cycle évolutif du criquet migrateur.

b) Durée d'éclairement.

Il a déjà été montré que de nombreux insectes réagissent à la photopériode. Or, des lignées univoltines du criquet migrateur élevées sous différentes durées d'éclairement pendant plusieurs générations successives ne donnent jamais lieu à un développement sans diapause, et inversement.

c) Densité des élevages.

A la suite des résultats exprimés par PLOTNIKOV (1926) au cours de croisements entre *L. danica* (polyvoltin) et *L. migratoria* (univoltin), la diapause embryonnaire du criquet migrateur a longtemps été associée au phénomène de grégarisation. Cependant il ressort des études poursuivies pendant ces trente dernières années que le voltinisme du criquet migrateur ne subit en aucun cas l'influence de la « phase » (LE BERRE, 1951).

Les expériences menées au laboratoire conduisent d'ailleurs à une même conclusion. Les criquets *L. m. cinerascens* et *L. m. gallica* maintenus en « élevage solitaire » et en « élevage groupé » gardent le type de voltinisme qui leur est propre.

D'une manière générale, la stabilité des lignées polyvoltines et univoltines transparaît à l'examen des données fournies par les élevages,

même lorsque ceux-ci sont conduits dans des conditions favorables. Treize générations successives d'une souche univoltine de *L. m. gallica* et plusieurs fois six à neuf générations successives d'une souche polyvoltine ont été suivies dans les mêmes conditions de température, d'hygrométrie, d'éclairement et d'alimentation. Non seulement aucune modification du voltinisme original n'est observée, mais, dans le cas des générations successives univoltines, l'intensité de la diapause ne semble pas être affectée, lorsque les techniques thermo-réactivantes adoptées restent les mêmes.

L'obtention au laboratoire, de lignées univoltines et de lignées polyvoltines, toutes stables, à partir d'une population naturellement hétérogène (Le Berre, 1951-1953) laissait déjà supposer une « hérédité du voltinisme ». Les résultats présentés ci-dessus et qui concernent la stabilité du voltinisme vis-à-vis des conditions de milieu, viennent renforcer cette hypothèse. Il reste par conséquent à effectuer des croisements entre individus univoltins et individus polyvoltins, afin de vérifier le caractère héréditaire du voltinisme, et de rechercher la nature des mécanismes qui règlent sa transmission dans les descendances hybrides.

5. — Hybridation entre les deux sous-espèces de voltinisme différents : L. m. cinerascens et L. m. gallica.

Plusieurs obstacles se sont opposés à la réalisation immédiate d'une telle expérimentation.

— Les lignées doivent être suffisamment « pures » pour les caractères diapause et sans diapause, et assez fécondes pour qu'une multiplication satisfaisante des élevages puisse être assurée.

— Elles doivent être également nombreuses, et suivies pendant plusieurs générations successives, ce qui nécessite une extension considérable des élevages. Il y a lieu encore d'adopter les conditions d'incubation les plus favorables à la meilleure expression phénotypique des hybrides.

A la suite d'une étude préliminaire, les croisements définitifs ont été organisés de la manière suivante :

Les insectes univoltins utilisés appartiennent tous à la 9^{e} génération d'une même lignée dont la diapause se manifeste de façon absolue depuis la 3^{e} génération.

Par contre, les individus polyvoltins sont empruntés à une troisième génération à cycle rapide élevée au laboratoire, alors que leur fécondité est encore intacte.

Deux températures d'incubation initiales sont adoptées afin d'éliminer, par comparaison, toute intervention de ce facteur dans le voltinisme des descendances hybrides.

Une seule et même méthode d'élimination de la diapause est utilisée. Elle représente la condition la plus favorable à l'évolution des œufs univoltins et consiste en deux expositions de 60 jours chacune, successivement à 25°C et à 8°C suivies d'une incubation finale à 33°C (chapitre II). Enfin, six couples au moins de chaque lignée sont constitués et leur descendance suivie jusqu'à concurrence de mille à deux mille œufs pour chaque génération.

Les croisements réciproques suivants sont retenus :

A : Femelle non Diapause (*L. m. cinerascens* F_3) × mâle Diapause (*L. m. gallica* F_9).

B : Femelle Diapause (*L. m. gallica* F_9) × mâle non Diapause (*L. m. cinerascens* F_3).

Ils sont contrôlés par des couples témoins constitués à l'intérieur de chacune des deux lignées. Puis, la totalité de la descendance de première génération issue de A étant apparue sans diapause quelle que soit la température d'incubation initiale, au contraire de B qui s'avérait hétérogène, un croisement de retour a été réalisé : C, en fécondant des femelles de première génération hybride A par des mâles empruntés aux lignées univoltines parentales (F_9).

Cette étude, détaillée ci-dessous, apporte des résultats nettement différents de ceux obtenus antérieurement par Plotnikov. Il peut être admis que le type de voltinisme est héréditaire, mais les mécanismes de sa transmission restent encore obscurs.

a) Caractères embryologiques des descendances issues des croisements réciproques A et B.

D'une manière générale, des modifications dans l'évolution des œufs, si faibles soient-elles, apparaissent au sein des descendances hybrides par rapport aux descendances témoins, et se maintiennent aussi longtemps qu'aucune méthode sélective n'intervient.

Dans le premier cas de femelles polyvoltines fécondées par des mâles univoltins, la descendance se montre en totalité polyvoltine. Cette première constatation s'accorderait donc avec la « Dominance » décernée par Plotnikov (1927), aux criquets sans diapause. Mais le relevé méthodique des durées de développement des œufs indique *un léger ralentissement par rapport aux lignées polyvoltines témoins*, d'autant plus net d'ailleurs que la température d'incubation est plus basse. C'est ainsi qu'à 33°C, 168 éclosions sont observées au 13e jour, 128 au 14e jour et 15 au 15e jour, donnant un temps moyen d'incubation de 13,5 jours (contre 12,8 jours chez les témoins), tandis qu'à 25°C, 55 larves naissent le 27e jour, 42 le 28e jour, 73 le 29e jour et 40 le 30e jour, soit une durée moyenne de 28,5 jours (contre 23,5 jours chez les témoins). Un tel ralentissement

ne peut être attribué qu'à la seule intervention fécondante du géniteur univoltin, car d'une part les hybrides et les témoins ont été soumis aux mêmes conditions d'élevage, d'autre part ce retard existe de façon constante dans les premiers stades évolutifs des œufs appartenant aux lignées univoltines (voir chapitre III).

La dominance du caractère sans diapause est donc incomplète et le phénotype de la descendance s'élabore en tenant compte des potentialités physiologiques particulières à chacun des deux biotypes parentaux.

TABLEAU II

Incubation à 25°C et 33°C des œufs de première génération déposés par des femelles univoltines fécondées par des mâles polyvoltins.

Femelles	Nombre d'œufs vivants exposés à		Nombre d'éclosions	Pourcentages d'éclosions	Durées moyennes de l'incubation
	33° C	25° C			
B_1	22	26	9	40,91	15,77 jours
			0	0,00	
	23	28	12	56,56	16,75 jours
			0	0,00	
B_2	28	30	4	14,28	15,00 jours
			0	0,00	
	28	32	5	17,85	15,40 jours
			0	0,00	
	39		2	5,13	15,50 jours
B_3	20	24	7	35,00	16,43 jours
			0	0,00	
	21	30	7	33,33	14,57 jours
			0	0,00	

Le cas du croisement réciproque (femelle univoltine fécondée par un mâle polyvoltin) montre des mécanismes beaucoup plus complexes, car la température d'incubation intervient ici de façon importante, comme cela est observé pour l'œuf du criquet migrateur de Palavas. Tandis que la descendance est en totalité du type maternel à 25°C — c'est-à-dire univoltin — elle comprend côte à côte des individus des deux types à 33°C. Dans ce dernier cas, les durées d'incubation des œufs sans diapause sont encore nettement supérieures (15,80 jours en moyenne) à celles qui caractérisent les témoins (12,8 jours) et les hybrides A (13,5 jours).

Les adultes obtenus à partir d'œufs sans diapause, de même que ceux qui ont présenté un repos embryonnaire obligatoire, se répartissent en mâles et femelles selon un sex-ratio très voisin de l'unité. Il ne semble pas, par conséquent, qu'il y ait une liaison entre le voltinisme et le sexe du criquet.

Trois conclusions peuvent être dégagées des résultats obtenus du second croisement (femelle Diapause × mâle non Diapause).

— La température d'incubation modifie de façon marquée le comportement embryonnaire des œufs hybrides.

— Si le taux des œufs sans diapause est susceptible de varier d'une femelle à l'autre, il est homogène pour une même femelle.

— Dans le cas d'une évolution sans diapause à 33°C, il y a seulement dominance incomplète et les durées moyennes d'incubation présentent une nette diminution (2 à 4 jours) par rapport aux témoins polyvoltins.

Si l'on tient uniquement compte des observations faites à 25°C, la notion d'hérédité de la diapause se simplifie énormément. Dans les deux croisements réciproques, une descendance matrocline apparaît, conformément aux constatations faites par TANAKA (1926) et par GOLDSCHMIDT (1933) qui ont travaillé respectivement sur *Bombyx mori* et *Lymantria dispar*. Mais les résultats recueillis à 33°C compliquent le problème. Il est en effet difficile de donner la raison pour laquelle la descendance hybride de première génération contient en moyenne trois quarts d'œufs à diapause pour un quart d'œufs sans diapause. Ou bien la sélection a été insuffisamment conduite, ce qui pourrait expliquer le comportement embryonnaire de la descendance issue de la femelle B_2 (tabl. II, p. 126) qui ne comprend plus que 5 à 15 p. 100 d'œufs sans diapause ; ou bien la formule génétique de la femelle univoltine comporterait à la fois « les déterminants diapause et non diapause », l'installation de la période de repos ressortissant soit à des vitesses réactionnelles différentes, soit à des phénomènes d'épistasie à la manière du déterminisme du sexe chez *Lymantria dispar* (GOLDSCHMIDT, 1933). Ce problème ne peut pas être actuellement tranché. Il peut seulement être admis que, dans tous les cas, le mode de transmission de la diapause chez le criquet migrateur est à distinguer de ce que JOLLOS a appelé « *Dauermodifikation* ». Les variations observées dans la descendance de première génération semblent absolument indépendantes de toute action élective de facteurs externes sur les parents. En outre, la ségrégation de deux lignées à voltinisme distinct, déjà réalisée à l'aide d'une population naturelle, et qui est à nouveau obtenue à partir de ces descendances hybrides A et B s'effectue sous des conditions ambiantes expressément identiques, ce qui écarte toute intervention différentielle de l'environnement.

Les œufs déposés par les femelles de première génération hybride A (femelle polyvoltine × mâle univoltin) se singularisent par une certaine hétérogénéité (tabl. III, p. 128). D'une part, 5,75 p. 100 et 23,01 p. 100 de la descendance présentent un arrêt de l'évolution embryonnaire respectivement à 33°C et 25°C. D'autre part, si dans dix cas sur douze, les œufs du type polyvoltin parviennent au terme de leur développement dans

les délais normaux de 13 jours à 33°C et 24 jours à 25°C, deux femelles pondent des œufs qui, à 25°C, évoluent de façon assez curieuse. Pour l'une, sur 83 œufs répartis en deux oothèques, 47 éclosent seulement entre les 23e et 25e jours, tandis que les 36 œufs restants terminent leur organogénèse entre les 62e et 71e jours, soit en accusant un retard moyen de 43 jours.

Pour la seconde femelle, deux éclosions sont observées au 30e jour, puis 5 entre les 40e et 45e jours, et enfin 39 œufs demeurent en diapause indéfiniment en l'absence de tout séjour en chambre froide.

S'il ne se manifeste pas de ségrégation mendélienne des caractères parentaux en seconde génération, il n'en apparait pas moins quelques œufs à diapause parmi la masse des œufs sans diapause et leur pourcentage subit largement l'influence de la température d'incubation. La poursuite des élevages à partir des éclosions sans diapause (1) de seconde génération montre que les descendances successives jusqu'en F_6 sont toujours sans diapause embryonnaire, à l'exception de quelques œufs qui sont marqués par une période de repos obligatoire, comme s'il y avait une « *dominance inconstante* ».

TABLEAU III

Développement des œufs de seconde génération pondus par les femelles hybrides A.

Température d'incubation	Type de développement	Répartition des œufs dans chaque oothèque												Total
33° C	Diapause vraie	0	2	5	1	0	0							8
	Non diapause	27	17	20	25	8	34							131
25° C	Diapause vraie	3	0	1	8	6	2	2	0	2	1	25	14	64
	Non Diapause	44	10	25	21	12	12	12	24	20	20	6	1	207

Les observations pratiquées sur la descendance hybride B (femelle ♂ mâle polyvoltin) eussent dû, pour être complètes, porter aussi bien sur les adultes de première génération issus respectivement des œufs à diapause et des œufs sans diapause incubés initialement à 33°C, que sur le « complexe » appartenant aux œufs exposés à 25°C dès la ponte. Mais, à cause de l'extension des élevages que cela eût exigé, j'ai limité mon étude aux seuls insectes dont le développement embryonnaire se déroule à 33°C. Cependant il a été vérifié que les œufs primitivement incubés à 25°C reprennent leur évolution à la suite d'un séjour au froid de durée convenable.

(1) Les œufs à diapause de seconde génération déjà peu nombreux ont donné seulement quelques larves inconnues ; les séjours à 33° C et 25° C ayant été probablement trop prolongés, d'où les difficultés d'établir une réactivation satisfaisante. Aucune descendance n'a pu être obtenue.

Les adultes qui ont présenté une embryogénèse sans période de repos obligatoire donnent d'emblée une descendance dans sa totalité sans diapause quelle que soit la température d'incubation. Il ne subsiste, de l'origine hybride de cette seconde génération, qu'un ralentissement dans le développement des œufs toujours plus accentué à 25°C (27,2 jours) qu'à 30 (13,5 jours).

Par contre, les femelles de première génération dont l'embryogénèse avait été marquée par une diapause, sont à l'origine d'une descendance composée en partie seulement d'œufs du type univoltin. Plus exactement sur 500 œufs placés à 33°C, 75 éclosent au 13e et 14e jours d'incubation, tandis que les autres (425 œufs) entrent en diapause de façon définitive. Mais, à l'image de ce qui s'était passé dans la première génération, tous les œufs exposés à 25°C présentent un arrêt de développement.

Ainsi, les descendances de seconde génération issues, soit d'insectes du type polyvoltin, soit d'insectes du type univoltin à 33°C, *sont le siège de phénomènes totalement différents, en dépit de conditions ambiantes rigoureusement identiques.* On assiste, dans cette génération à la ségrégation des caractères parentaux selon une répartition non mendélienne, mais nettement distincte de celle propre aux hybrides nés du croisement A. Les troisièmes et quatrièmes générations font retour aux biotypes parentaux. Elles sont exclusivement constituées d'œufs sans diapause et d'œufs à diapause.

En résumé, quelques faits généraux peuvent être retenus dès maintenant. Le caractère matrocline existe seulement aux températures modérées, c'est-à-dire entre le zéro de développement et 25°C, en seconde génération comme en première génération pour le cas hybride B (femelle diapause × mâle non diapause) en première génération seulement pour le cas hybride A (femelle non diapause × mâle diapause). L'incubation à 33°C dénonce des différences associées au sens du croisement, et dans ce cas, la matroclinie n'est plus absolue puisque des femelles univoltines fécondées par des mâles polyvoltins pondent des œufs des deux types. *A la stabilité parentale vient par conséquent s'opposer la variabilité embryogénique des hybrides et c'est là l'un des caractères les plus expressifs de la transmission héréditaire du voltinisme chez cet insecte.*

b) **Caractères embryologiques des descendances issues du rétrocroisement C**(femelle hybride A de première génération fécondée par un mâle univoltin).

La descendance de première génération soigneusement recueillie (500 œufs répartis entre 13 oothèques déposées par quatre femelles différentes) et exposée : partie à 33°C, partie à 25°C, montre une importante hétérogénéité embryologique (tabl. IV, p. 131). Elle se compose en effet, quelle que soit la température d'incubation, d'œufs à diapause

et d'œufs sans diapause. Dans ce dernier cas, les œufs évoluent beaucoup plus lentement que ceux des lignées polyvoltines témoins. En outre, un type de diapause intermédiaire se manifeste, qui peut intéresser jusqu'à 22 p. 100 des œufs d'une même oothèque placée à 25°C (fig. 3 (1)).

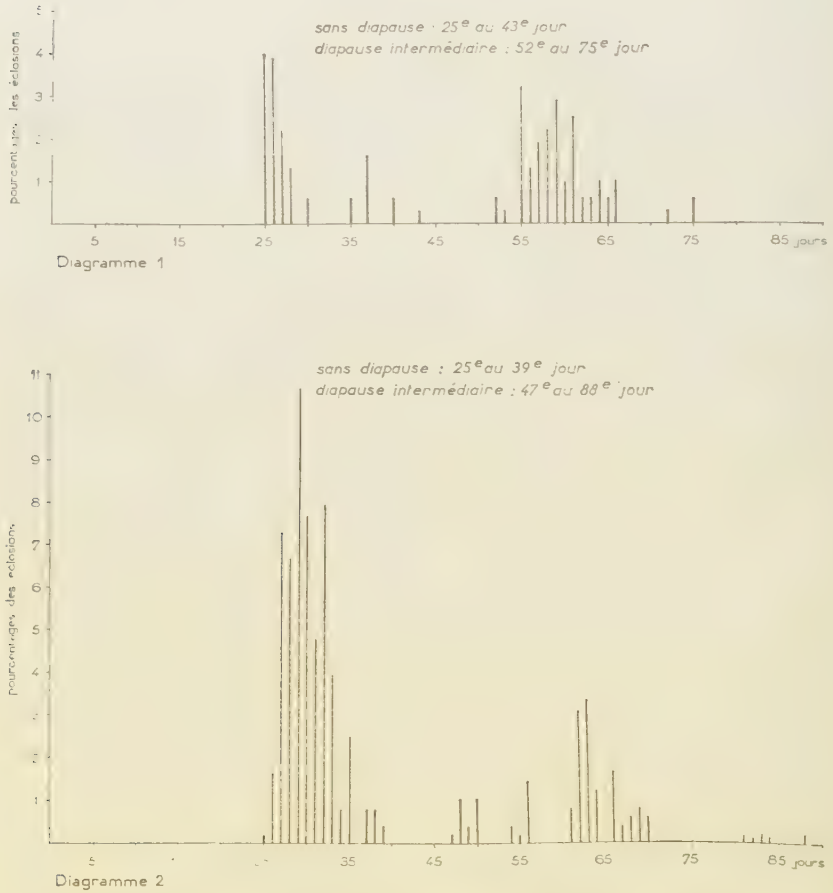


Fig. 3. — Distribution journalière des éclosions obtenues à partir d'une F1 hybride C (diagramme 1) et d'une F4 hybride C (diagramme 2) à 25°C. (Voir explications dans le texte pages 129 et suivantes.)

Ainsi, tandis que les femelles hybrides A de première génération ne donnaient respectivement que 5,75 p. 100 et 23,61 p. 100 d'œufs à diapause à 33°C et 25°C, les taux atteignent, dans ces mêmes conditions thermiques, 47,7 p. 100 et 63,2 p. 100 pour les œufs déposés par les femelles hybrides C. La nette augmentation du nombre des œufs à diapause qui est ainsi enregistrée peut seulement s'expliquer par la nouvelle intervention du géniteur mâle.

La complexité des premiers résultats n'a pas permis de suivre tous les œufs et un choix a dû être fait, comme dans les précédentes expériences d'hybridation. Dans le cas présent, les élevages ont été poursuivis en utilisant seulement les œufs incubés à 33°C.

La figure 4 (p. 132) résume l'ensemble du travail de sélection accompli. Il aboutit à deux lignées embryologiquement distinctes et stables, de caractère uniformément univoltin ou polyvoltin. Outre ces premiers résultats il convient de signaler que la rapidité de la sélection dépend de la condition thermique. Ce phénomène est parfaitement illustré par l'exemple de la quatrième génération. Tandis qu'à 33°C, 1,19 p. 100 seulement des œufs affichent une période de repos obligatoire, on en observe encore 24,27 p. 100 à 25°C auxquels il faut ajouter près de 20 p.100 de cas à diapause intermédiaire (tabl. V, p. 133).

Tableau IV

Développement embryonnaire des œufs de première génération provenant du croisement C.

	Nombre d'œufs Température d'incubation initiale		Sans diapause			Diapause intermédiaire			% à diapause vraie
	33°C	25°C	Nombre d'œufs	%	Durée moyenne en j.	Nbre d'œufs	%	Durée moyenne en j.	
C_1	30		7	23,33	14,43	0	0		76,67
		30	5	16,67	26,8	15	56	56,13	33,33
		34	2	5,88	26	5	14,70	54,2	79,42
C_2	28		8	28,57	14,75	2	7,14	74	64,69
		41	7	17,07	26,43	7	17,07	65,14	65,86
		39	3	7,69	26	7	17,95	59,71	74,36
		32	7	21,87	34,43	7	21,87	57,43	56,26
		20	4	20,00	27	4	20,00	69,00	60,00
C_3	41		34	80,49	14,27	1	2,44	75	17,07
		38	15	39,47	26,33	8	21,05	59	39,48
C_4	18		10	55,55	16,2	0	0		44,45
		40	1	2,5	43	9	22,5	62,67	75,00
		33	4	12,12	35	3	9,09	56,33	78,79

% moyen d'œufs à diapause vraie à 33°C	47,79 %
% moyen d'œufs à diapause intermédiaire à 33°C	2,56 %
% moyen d'œufs sans diapause à 33°C	49,65 %
Durée moyenne de l'incubation	14,69 j.
% moyen d'œufs à diapause vraie à 25°C	63,08 %
% moyen d'œufs à diapause intermédiaire à 25°C	21,24 %
% moyen d'œufs sans diapause à 25°C	15,68 %
Durée moyenne de l'incubation	28,67 j.

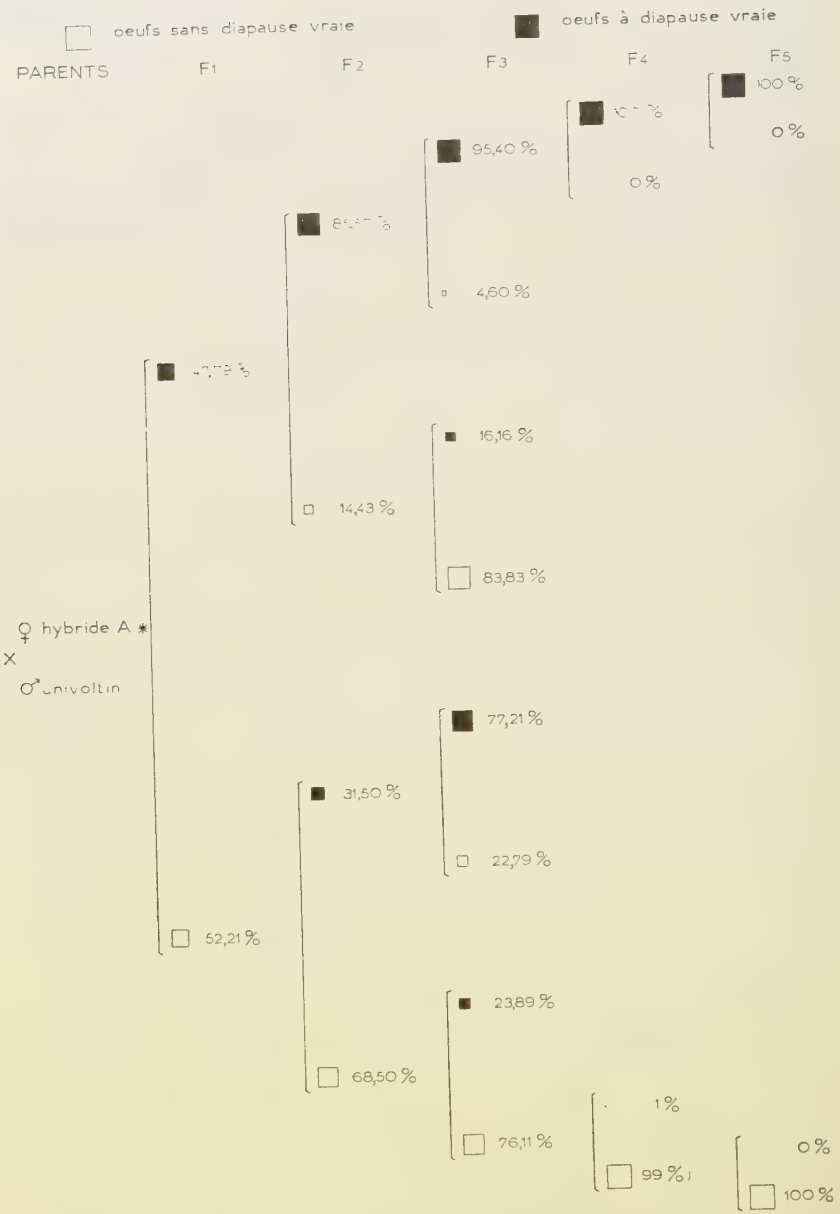


FIG. 4. — Voltinisme des descendances issues d'un rétrocroisement et élevées à 33°C.
* Femelle de 1re génération provenant du croisement suivant : ♀ polyvoltine × ♂ univoltin

Cette étude, si incomplète qu'elle soit, révèle, dans son ensemble, quelques-uns des aspects de la transmission héréditaire du voltinisme chez le criquet migrateur.

TABLEAU V

Développement embryonnaire des œufs de quatrième génération issue du croisement initial C.

	Nombre d'œufs Température d'incubation initiale		Sans diapause			Diapause intermédiaire			% à diapause vraie
	33°C	25°C	Nombre œufs	%	Durée moyenne en jours	Nombre œufs	%	Durée moyenne en jours	
I.	11		11	100	13,73	0	0		0
		38	28	73,68	28,71	8	21,05	48,48	5,26
II.	16		16	100	15,37	0	0		0
		47	26	55,32	29,19	12	25,53	68,00	19,15
III.	52		52	100	13,88	0	0		0
	22		22	100	14,00	0	0		0
	56		56	100	13,57	0	0		0
		61	20	32,79	30,10	20	32,79	65,50	34,42
		47	23	48,93	32,26	16	34,04	66,50	17,02
IV.		33	7	21,21	34,43	6	18,18	64,67	60,61
V.	35		32	91,43	13,78	0	0		8,57
		45	7	15,55	37,00	21	46,66	63,90	37,78
VI.	39		39	100	14,51	0	0		0
		22	22	100	28,50	0	0		0
		31	27	87,10	31,85	4	12,90	58,00	0
VII.		44	20	45,45	31	0	0		54,55
VIII.	21		21	100	13,64	0	0		0
	16		16	100	14,00	0	0		0
	35		35	100	14,28	0	0		0
		21	21	100	27,28	0	0		0
		20	19	95	28,53	0	0		5
		24	17	70,83	32,29	4	16,67	52,00	12,50
IX.		45	33	73,33	33,18	1	2,22	86,00	24,44

Taux des œufs qui évoluent sans diapause à 33°C : 90,81 %.
Durée moyenne du développement à 33°C : 14,02 jours.
Taux des œufs qui évoluent à 25°C sans diapause : 56,48 %.
Taux des œufs qui évoluent à 25°C en admettant une diapause intermédiaire : 19,25 %.
Durée moyenne du développement à 25°C, sans diapause : 29,97 jours
diapause intermédiaire : 62,71 jours.

1. — Tout d'abord, la fécondation d'un ovocyte du type polyvoltin par un spermatozoïde originaire de mâles univoltins se caractérise par un ralentissement de l'évolution embryonnaire. Il faut donc admettre que le spermatozoïde « univoltin » diffère physiologiquement du sperma-

tozoïde « polyvoltin » et qu'il est susceptible de perturber le voltinisme normalement « inscrit » dans l'œuf polyvoltin. *Le premier résultat de l'hybridation réside alors dans l'apparition d'une tendance à la diapause qui s'exprime d'autant plus librement que la température d'incubation initiale est moins élevée.*

2. — La descendance obtenue à l'aide de femelles métisses fécondées une nouvelle fois par des mâles univoltins présente en plus d'un ralentissement plus ou moins marqué des processus embryogéniques, une tendance accentuée à la diapause. Des cas de diapause obligatoire surgissent à côté de cas de repos temporaire de durées variables. Ils peuvent être interprétés comme une accentuation du précédent ralentissement.

3. — La matroclinie n'est observée qu'aux températures modérées. Il ne semble pas possible, actuellement, de donner une interprétation satisfaisante de ce phénomène.

4. — Lorsqu'une femelle univoltine est accouplée, à un mâle polyvoltin, quelques faits semblables à ceux qui sont résumés ci-dessus, peuvent être dégagés. On observe en effet des cas de matroclinie, de ralentissement du développement embryonnaire et de diapause intermédiaire. La température d'incubation initiale peut pareillement modifier — en partie au moins — le voltinisme des œufs.

Pour être complète, cette étude aurait dû comprendre également des expériences de transplantations d'ovaires ou d'injections d'hémolymphe, comme en a effectuées Umeya (1926) sur le Ver à soie, des parabioses exécutées selon les techniques décrites par Wigglesworth et Williams travaillant respectivement sur *Rhodnius* et *Platysamia*, des ablations ou implantations d'organes endocrines, telles que les ont pratiquées Fukuda (1952) et Hasegawa (1952) sur *Bombyx mori*. J'ai cru préférable, avant d'aborder ces sujets, de préciser la notion de diapause chez le criquet migrateur en faisant appel aux données morphologiques, histologiques et physiologiques. J'ai donc cherché dans les chapitres suivants à préciser le déroulement des processus embryologiques et à fixer les limites de la réactivation de l'œuf en diapause.

IV. — CARACTÈRES DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Les criquets *L. m. cinerascens*, d'une part, *L. m. gallica* univoltins et polyvoltins d'autre part, passent de façon constante par cinq stades larvaires avant d'atteindre l'âge adulte. Les durées de développement, comprises entre 23 et 26 jours pour les mâles et 24 et 28 jours pour les femelles, ne paraissent pas montrer de différence sensible.

Les criquets de Palavas, récoltés dans la nature, sont toujours à l'origine d'une descendance mâle hétérogène composée d'individus présentant cinq ou six mues larvaires. Il peut être déduit des observations

faites sur plusieurs années, que la variabilité est faible et qu'en conséquence, cette hétérogénéité larvaire constitue un fait bien établi dans les populations naturelles. Il a été noté 17,4 p. 100 en 1949, 24,5 p. 100 en 1950, 19 p. 100 en 1951 de larves mâles n'admettant que cinq stades. Ainsi, contrairement aux conclusions formulées par Remaudière (1948) il n'y a pas lieu de distinguer le criquet de Palavas des criquets *L. m. capito* et *L. m. migratorioides*, en se basant sur leur évolution larvaire.

V. — FÉCONDITÉ DES FEMELLES

Le caractère éminemment épidémiologique des migrations de criquets explique que, depuis fort longtemps, on se soit attaché à définir le pouvoir de multiplication et les conditions dans lesquelles se reproduisent ces insectes. Successivement, température, hygrométrie, accouple-

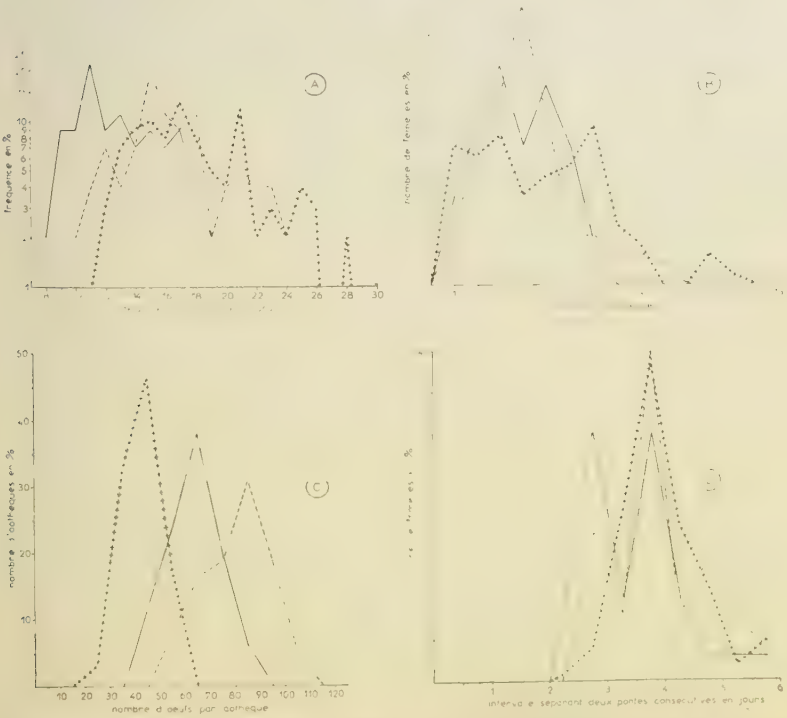


Fig. 5. — A. Histogramme de fréquence des délais de maturation sexuelle des femelles de trois sous-espèces de criquets (coordonnées semi-logarithmiques). B. Fécondité des femelles de trois sous-espèces de criquets présentée par le nombre d'oothèques déposées. C. Histogramme de fréquence du nombre d'œufs contenus dans les oothèques déposées par des femelles recensées dans la nature. D. Histogramme de fréquence des pontes chez trois sous-espèces de criquets.
Trait continu : *Cinerascens*. Trait discontinu : *Palavas*. Croix : *Gallica*.

ment, qualité de l'alimentation, ont été dégagés de la trame complexe des facteurs susceptibles d'agir sur la fécondité des femelles. De plus, le mûrissement et le fonctionnement des ovaires, décrit par PHIPPS (1950) et en partie précisé biochimiquement par CHEU (1953) se trouvent encore conditionnés par la densité des élevages, la « Phase » des adultes, et quelque caractère héréditaire non précisé (M. J. NORRIS, 1950 et 1952).

L'élevage simultané des criquets originaires du Var, de Palavas et d'Andernos, met en relief l'existence de différences biologiques qui intéressent plus précisément les délais de maturation sexuelle (M) (âge de la femelle au moment de sa première oviposition), le rythme de ponte (R) et le nombre des œufs (P) contenus dans chaque oothèque déposée. Par contre, le nombre d'oothèques (N) formées chez les femelles appartenant à ces trois biotypes présente une telle variabilité que la signification des différences entre les moyennes en est fortement affectée (tabl. VI, p. 136). La longévité n'a pas été spécialement étudiée, car elle se trouve implicitement contenue dans les précédents résultats et peut être évaluée par la formule générale L (Longévité) = M + NR.

TABLEAU VI

Comparaison entre quatre caractères biologiques chez les femelles adultes de trois biotypes de Locusta.

Caractères étudiés	Effectifs	Valeurs moyennes			Test F	Coefficient de variabilité
		Gallica	Cinerascens	Palavas		
Maturation sexuelle.....	194	18,13 j.	12,89 j.	16,57 j.	31,47 **	22 %
Rythme de ponte.....	150	3,94 j.	2,45 j.	3,89 j.	4,79 **	20 %
Nbre d'œufs par oothèque	118	43,22	62,98	77,57	85,75 **	17 %
Nbre d'oothèques	110	4,67	3,78	4,08	3,08 *	53 %

L'examen des histogrammes (fig. 5, p. 135) ne permet pas de tirer de conclusion définitive concernant l'hétérogénéité biologique des souches de criquets mises en élevage. Toutefois, l'analyse statistique des résultats (tabl. VI, p. 136, et fig. 6, p. 137) démontre, qu'en dépit d'un chevauchement plus ou moins marqué des polygones de fréquence relatifs aux intervalles qui séparent deux pontes consécutives d'une même femelle, aux délais de la maturation sexuelle, aux nombres moyens d'œufs contenus dans les oothèques, les différences sont assez considérables pour que l'on puisse prétendre que les insectes proviennent de trois populations biologiquement distinctes.

Pour trois des quatre caractères étudiés ici, les valeurs extrêmes

appartiennent à *L. m. cinerascens* et *L. m. gallica* (fig. 6), ce qui signifie par conséquent que ces deux biotypes présentent entre eux les plus grandes différences. Le quatrième caractère étudié — nombre moyen des œufs contenus dans les oothèques — est probablement corrélatif de la taille des insectes.

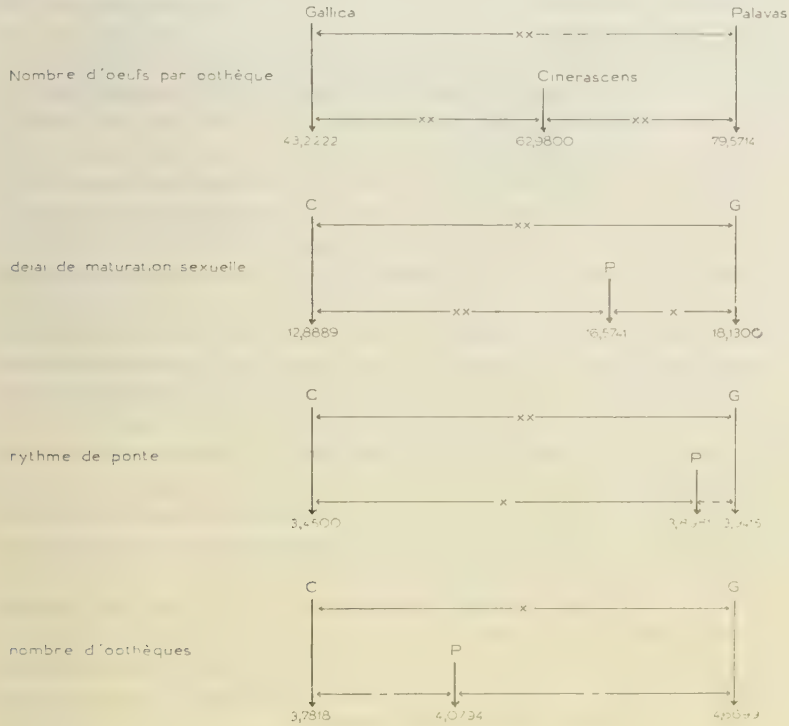


Fig. 6. — Signification des différences entre les moyennes.
xx = hautement significatif (seuil de 0,01).
x = significatif (seuil de 0,05).
. = non significatif.
C = *L. m. cinerascens*.
G = *L. m. gallica*.
P = *L. migratoria* de Palavas.

VI. — CONCLUSIONS

L'élevage au laboratoire de criquets migrateurs *Locusta migratoria*, récoltés dans diverses régions de France permet quelques remarques générales.

1. — L'existence en France de trois biotypes de criquets migrateurs paraît ne faire aucun doute, comme en atteste l'étude des caractères propres à l'évolution des œufs, des larves et des adultes.

2. — Le développement embryonnaire de ces criquets migrateurs peut se dérouler de quatre manières distinctes.

a) L'embryogénèse a lieu sans interruption à toute température comprise entre les seuils inférieur et supérieur de développement. Ce mode d'évolution caractérise la totalité des œufs pondus par la sous-espèce *L. m. cinerascens* et un p. 100 à peine des œufs déposés par les femelles de *L. m. gallica*.

b) L'embryogénèse se déroule sans interruption à condition toutefois que la température d'incubation initiale soit égale ou supérieure à 30°C. La suspension évolutive qu'on observe au-dessous de cette température présente tous les caractères de la diapause vraie. L'embryon ne se développe pas au-delà d'un stade proche de la fin *Anatrepsis*, à moins de subir une hivernation naturelle ou artificielle convenable. Pendant toute la durée du repos, toute activité mitotique a complètement disparu. L'étude de ce mode de développement embryonnaire révèle en outre l'existence d'une période primaire de grande plasticité physiologique dont la durée est fonction de la condition thermique ambiante. Les œufs qui évoluent selon cette formule, appartiennent, soit au criquet de Palavas, soit aux descendances hybrides obtenues en croisant entre eux des criquets univoltins et des criquets polyvoltins.

c) Un état de repos temporaire peut intervenir indépendamment de la température d'incubation. Dans ce cas, le développement reprend en dehors de tout traitement réactivant. Il s'agit de la *diapause intermédiaire* qu'on observe naturellement chez environ 5 p. 100 des œufs pondus par *L. m. gallica*.

d) L'œuf présente un état de *diapause vraie*, quelle que soit la température ambiante. L'embryogénèse ne peut alors reprendre sans le secours d'un traitement réactivant approprié. La majorité des œufs du criquet *L. m. gallica*, et au moins 70 p. 100 des œufs pondus par le criquet de Palavas se développent de cette manière.

3. — Les expériences d'hybridation entre les deux sous-espèces *L. m. cinerascens* (polyvoltine), et *L. m. gallica* (univoltine) montrent que le voltinisme du criquet migrateur est acquis de façon héréditaire. Cependant, la complexité même des résultats rend actuellement impossible une description satisfaisante des mécanismes génétiques qui règlent la transmission du voltinisme dans les descendances hybrides. D'importantes variations sont en effet observées en fonction de la condition thermique de l'incubation et du sens du croisement. Les conclusions suivantes ont pu néanmoins être dégagées :

a) La descendance hybride de première génération est toujours *matrocline*, quel que soit le sens du croisement, si la température d'incubation est égale ou inférieure à 25°C.

b) Lorsque les œufs hybrides de première génération sont primiti-

vement placés à 33°C le développement embryonnaire est très hétérogène. En outre, les croisements réciproques donnent des descendances aux caractères embryodynamiques nettement différents :

— dans le cas de femelles polyvoltines fécondées par des mâles univoltins, l'intervention de ces derniers est seulement révélée par un léger ralentissement du développement embryonnaire de la descendance de première génération,

— lorsque des femelles univoltines sont accouplées à des mâles polyvoltins la descendance est alors caractérisée par la coexistence d'œufs à diapause et d'œufs sans diapause. L'apparition de ces derniers est attribuable à l'action fécondante des mâles polyvoltins.

c) Le rétrocroisement exécuté dans le sens : femelles hybrides de première génération (issues de femelles polyvoltines ayant été fécondées par des mâles univoltins) croisées avec des mâles univoltins, a pour conséquence une tendance accrue vers un type de développement embryonnaire à diapause.

d) D'une manière générale, on peut admettre que les températures modérées favorisent l'expression du développement de type univoltin dans les descendances hybrides. Comparativement à ce qui se passe à 33°C, on observe toujours à 25°C :

— une augmentation des retards dans le développement sans diapause des œufs hybrides,

— des pourcentages d'œufs à diapause intermédiaire et d'œufs à diapause vraie sensiblement plus élevés.

e) Les descendances de seconde génération ne présentent pas une ségrégation mendélienne des caractères parentaux.

f) Il y a lieu enfin de signaler l'apparition de cas de diapause — naturellement observés chez le criquet de Palavas — conditionnés par la température d'incubation initiale.

Chapitre II

CONDITIONS THERMIQUES DE L'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE ET VITALITÉ CORRÉLATIVE DES ADULTES

I. — INTRODUCTION

L'observation dans la nature, reprise par l'expérimentation au laboratoire, montre que ce sont généralement les froids hivernaux qui assurent l'élimination de la diapause et rendent les insectes aptes à reprendre leur activité dès que le relèvement thermique est suffisant. De là, semble découler la distinction de deux étapes successives dans la disparition de l'état de repos :

1. — Le séjour au froid ou hibernation proprement dite.

2. — Le réveil printanier qui se manifeste lorsque la température s'élève au-dessus de zéro de développement.

Les recherches de laboratoire eurent pour première conséquence de montrer que l'insecte en diapause ne présente pas la même *sensibilité* réactionnelle au séjour à basse température selon que celui-ci se place avant l'entrée en diapause ou après cessation de toute activité. Entrevue dès 1809 par Duclaux travaillant sur l'œuf du *Bombyx mori* L., cette relation a été nettement démontrée par Andrewartha (1945). L'œuf d'*Austroicetes cruciata* Sauss., d'après cet auteur, doit demeurer un certain temps à température modérée (supérieure au zéro de développement) pour que le séjour au froid puisse remplir son office « d'éliminateur de la diapause ».

Il y a donc lieu de distinguer une période antérieure à l'hibernation, qui conditionne l'installation de la diapause, et paraît décider, de manière plus ou moins catégorique, du succès des deux traitements ultérieurs reconnus ci-dessus. Il semble alors que l'œuf univoltin, exposé initialement à des températures modérées, puis soumis aux basses températures, soit le siège de modifications physiologiques inhérentes à chacun de ces deux séjours, et en dehors desquelles la reprise du développement se révèle, dans certains cas, impossible. L'œuf en diapause continuerait à manifester une certaine activité métabolique, autorisant de cette façon l'hypothèse d'une « évolution physiologique de la diapause » avancée par Andrewartha (1952).

En ce qui concerne l'œuf du criquet univoltin *L. m. gallica* on sait

qu'aucune éclosion n'apparaît si l'incubation se déroule constamment à une même température supérieure au zéro de développement. L'évolution embryonnaire, après avoir démarré de manière à peu près normale (voir chapitre III), s'arrête alors que le stade fin *Anatrepsis* n'est pas encore atteint. Pour parcourir ce chemin, l'œuf demande environ 6 jours à 33°C, 11 jours à 25°C, 17 jours à 21°C, 22 jours à 20°C et 30 jours à 18°C. Toute action du froid qui intervient au cours de ces périodes d'activité embryogène ou même aussitôt que l'œuf est pondu, est vouée à l'échec. Par contre, des œufs maintenus 60 jours à 25°C, puis 60 jours à 8°C, reprennent leur organogénèse dès que la température s'élève au-dessus du zéro de développement. Les éclosions sont alors observées d'autant plus rapidement que la température du moment est plus élevée. Enfin, tandis que la température d'incubation initiale paraît décider, en partie au moins, du succès de la réactivation future, celle-ci est également conditionnée par le degré thermique de la chambre froide où doivent séjourner les œufs à diapause (Le Berre, 1951). Ces différents résultats confirment, point par point, les conclusions déjà formulées par Andrewartha. Mais, à la suite de cette première expérimentation, outre les modalités de la réactivation des œufs qui demeurent encore bien imprécises, et la notion même de l'évolution physiologique de la diapause qui n'apparaît pas clairement, aucune indication n'est donnée de la répercussion des traitements réactivants sur la biologie des insectes. Il peut sembler à priori curieux qu'à quelques exceptions près — Babcock (1927), G. Cousin (1932), Browning (1952), Williams (1956) — les auteurs ne se soient que très rarement inquiétés de ce dernier problème. Il est bien certain, comme le mentionne Browning (1952), que le meilleur critère concernant le succès d'une technique de réactivation devrait en appeler, soit à la viabilité, puis à la fécondité des insectes obtenus, soit à leur activité métabolique. Il n'est pas suffisant d'obtenir l'éclosion des œufs primitivement en diapause pour décréter que la technique utilisée est bonne. Doivent être indiqués : mortalités embryonnaires et délais des éclosions d'une part, comportement des larves et des adultes d'autre part. Il me paraît intéressant de signaler, à ce sujet, que Andrewartha n'a jamais pu obtenir que les larves se nourrissent et cela uniquement lorsqu'elles proviennent de traitements expérimentaux (1). Puisque l'absence d'alimentation des jeunes larves n'est pas due à la captivité, il faut chercher dans leur physiologie et par conséquent dans celle des œufs dont elles sont issues, la raison d'une telle inanition. Dans ce cas les œufs paraissent convenablement réactivés à la suite des essais de laboratoire, mais leur vitalité se trouve fortement diminuée, de telle

(1) « Dr H. G. Andrewartha informs me (Browning, 1952) that he was not able to induce nymphs of *Austroicetes cruciata* to feed where the embryonic diapause had been completed under experimental conditions where as nymphs hatched naturally in the field fed readily in captivity. »

sorte que les larves qui éclosent présentent une physiologie aberrante. Il pourrait être intéressant de reprendre le travail de l'élimination de la diapause chez *Austroicetes cruciata*, en ayant comme préoccupation majeure l'obtention de jeunes larves viables.

Ces différentes considérations expliquent que j'ai tenu à revoir entièrement la question du cycle évolutif du criquet migrateur univoltin *Locusta migratoria gallica* Rem. C'est pourquoi des lots d'œufs, diversement traités, sont suivis au cours de leur développement embryonnaire et postembryonnaire. Dans ces expériences, les adultes accouplés entre eux, donnent une descendance qui est systématiquement dénombrée, tandis que les délais de maturation sexuelle, le rythme de ponte des femelles, sont soigneusement notés.

L'exposé de ce travail comprend la partie expérimentale proprement dite, concernant exclusivement l'élimination de la diapause, puis une étude de l'intensité de l'état de diapause et un rappel de l'évolution physiologique de l'embryon, enfin une comparaison de la vitalité des insectes issus d'œufs ayant été soumis à différents traitement thermo-réactivants.

II. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Pour effectuer ce travail, plus de dix mille œufs, empruntés aux 7e, 8e et 9e générations d'une même lignée parfaitement univoltine, sont nécessaires. Recueillis sous des conditions ambiantes toujours identiques, ils sont placés dès la ponte à des températures bien définies supérieures au zéro de développement, et appelées *températures d'incubation initiale*. Dans la suite, on entend par *température réactivante* tout degré thermique adopté en vue d'éliminer l'état de diapause et par *température d'incubation complémentaire* la condition indispensable à la reprise effective de l'organogénèse et l'éclosion des œufs. *Ce dernier traitement seul exprime l'« état réactivé » des œufs.* Dans quelques expériences, les oothèques entières sont employées, tandis que dans d'autres essais, un échantillonnage des œufs est pratiqué pour homogénéiser les lots expérimentaux, et diminuer la variabilité individuelle.

1. — Élimination de la diapause par abaissement de la température d'incubation initiale.

Il s'agit ici d'une technique courante qui donne lieu, lorsqu'elle est rationnellement appliquée, à une élimination satisfaisante de la diapause. Mais jusqu'à présent, seules les températures inférieures au zéro de développement avaient été étudiées. Il paraissait donc opportun d'essayer en outre des températures supérieures, *pour en circonscrire les limites d'action et fixer le rôle qu'elles sont susceptibles de jouer.*

La première durée d'exposition de 60 jours adoptée aux diverses températures correspond à un précédent résultat (Le Berre J. R. 1951). *Elle représente le temps minimum qui donne lieu au pourcentage de réactivation le plus élevé dans les délais les plus courts, avec la mortalité la plus faible.* Cette définition se trouvera à nouveau vérifiée lors des recherches sur l'évolution physiologique de la diapause.

Tableau VII

Eclosion des œufs en diapause en relation avec la température d'incubation initiale et la température réactivante. Dans tous les cas, l'incubation complémentaire s'est déroulée à 33°C ± 1/2°C.

		Températures réactivantes utilisées											
T°		21°C				18°C				8°C			
		1	2	3	Moy.	1	2	3	Moy.	1	2	3	Moy.
33°C	(1).....	9,52	6,25	5	7,08	42,85	10	9	18,96	25	33,33	43,10	37'5
	(2).....	31	29	33	31	15	15	165	16	116	116	12	118
	(3).....	30	30,43	20	26,92	39,13	31,1	25	30,95	33,33	21,76	3,22	15,04
25°C	(1).....	29,16	40	26,31	32,35	100	100	95	98,27	90,9	83,33	94,28	89,65
	(2).....	11,29	10,7	10,8	10,91	9,41	9,34	10,21	9,95	10,5	11	10,7	10,7
	(3).....	8,33	16,67	13,64	12,82	14,7	6,96	13,04	11,92	12	18,91	2,77	11,22

T° = Température d'incubation initiale
(1) = Pourcentage d'œufs réactivés
(2) = Durée de l'incubation complémentaire à 33°C (en jours)
(3) = Pourcentage de mortalité

Expérience n° 1. — (Tableau VII, p. 143).

Des groupes de 30 à 50 œufs sont placés par moitié dès la ponte, à 25°C et 33°C pendant une période de 60 jours à laquelle succède un séjour de 2 mois à l'une des trois températures suivantes : 8°C, 18°C et 21°C. Introduits ensuite en incubateur 33°C, les lots sont visités chaque jour afin de maintenir une humidité satisfaisante du milieu et, le cas échéant, récolter les larves fraîchement écloses. Après 30 jours d'incubation complémentaire, on procède à la recherche des œufs non éclos, afin d'établir les pourcentages de mortalité et d'éclosion. La pondération des délais d'éclosion donne, pour chaque lot, la durée moyenne de l'incubation complémentaire.

Il apparaît, à la suite de cet essai, que, si un séjour en chambre froide dont la température est réglée au-dessous du zéro de développement, a pour conséquence l'élimination de la diapause dans de fortes proportions, une exposition de durée identique à des températures légè-

rement supérieures à ce seuil, peut, dans certains cas, permettre une excellente réactivation des œufs en diapause. Mais plusieurs questions se posent quant à l'efficacité de telles températures réactivantes supérieures au zéro de développement. Il reste par exemple à établir si une variation de la durée du séjour à 18°C ou 21°C affecte suffisamment l'œuf pour que les pourcentages de réactivation diffèrent de façon significative. *On sait en effet qu'à 8°C, une exposition initiale d'au moins 60 jours à 25°C est nécessaire avant qu'une complète élimination de la diapause soi possible.* Ne pouvant étudier parallèlement les modalités de réactivation à 21°C et 18°C, faute d'un assez grand nombre d'œufs, le plan expérimental comporte uniquement des séjours à 18°C qui succèdent à une incubation initiale à 25°C de durée variable.

Expérience n° 2. — (Tableau VIII, p. 146, fig. 7 et 8, p. 145. Les œufs retirés de l'oothèque dès la ponte sont répartis en lots de 30 œufs (3 500 œufs au total sont utilisés) et placés à 25°C pendant 0 jour à 60 jours. Ils séjournent ensuite à 18°C pendant une période variant de 15 jours à 60 jours ou 75 jours, avant d'être introduits en incubateur réglé à 33°C. Pour la suite de cet essai, on procède comme dans l'expérience n° 1.

L'examen des résultats (tableau XIII) conduit aux conclusions suivantes :

1. — Pour une même durée de l'incubation initiale à 25°C, les pourcentages d'élimination de la diapause — connus par le nombre relatif des éclosions observées — varient dans le même sens que les durées du séjour à 18°C.

2. — Plus la durée de l'incubation initiale est longue, et plus un séjour court à 18°C détermine un pourcentage élevé de réactivation. Par exemple, 64 p. 100 des éclosions sont obtenues après 30 jours de réactivation succédant à une exposition à 25°C de 15 jours, ou après seulement 15 jours de réactivation quand le séjour à 25°C a été prolongé jusqu'à 60 jours.

De même, les premières éliminations de la diapause exigent 20 jours, 15 jours et 7 jours d'exposition à 18°C lorsque l'incubation initiale à 25°C a été respectivement de 7 jours, 15 jours et 60 jours.

3. — En dépit d'une importante variabilité, il semble justifié d'admettre que des durées croissantes de l'incubation initiale sont à l'origine d'une augmentation de la propension des œufs à reprendre leur développement.

4. — Au cours de chacun de ces traitements réactivants, la mortalité ne paraît pas montrer de variation en rapport avec les séjours à 25°C et 18°C. Il y a lieu de rappeler à cet effet que les œufs, pour être mis en expérience, sont extirpés des oothèques à un stade relativement jeune (3 à 5 jours), soit à un moment où leur fragilité est encore grande

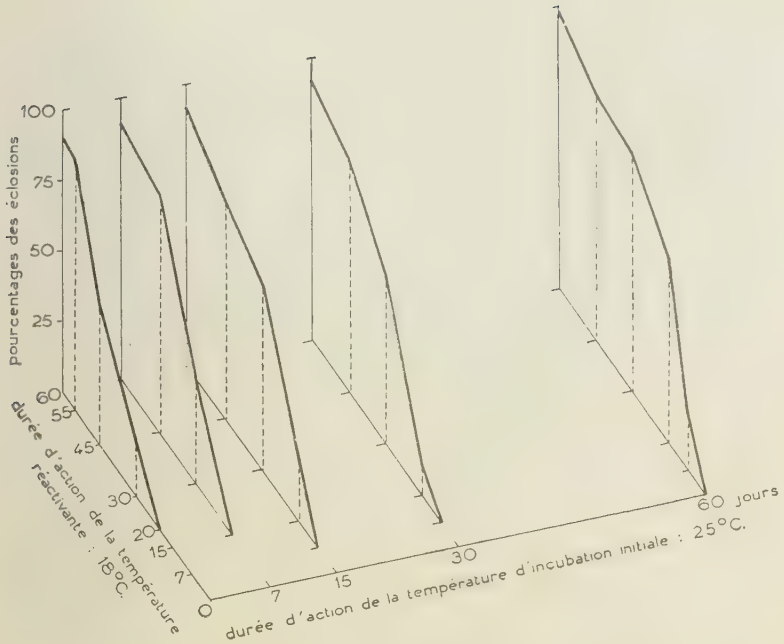


FIG. 7. — Influence des températures d'incubation initiale et réactivante ainsi que de leur durée d'action sur l'élimination de la diapause.

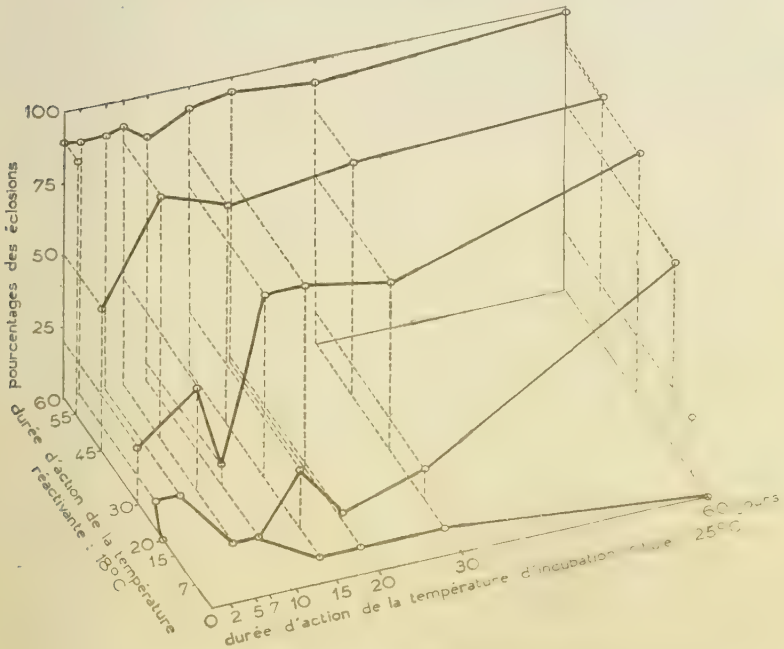


FIG. 8. Variabilité des réponses aux traitements réactivants présentés dans la fig. 7.

Tableau VIII

Influence des températures d'incubation initiale et réactivante sur l'élimination de la diapause.

Durées des séjours à :		Pourcentages moyens :		Durées moyennes de l'incubation complémentaire à 33°C
25°C	18°C	des éclosions	de la mortalité	
2	15	0	?	
	30	0	24,00	
	60	90,62	22,89	10,60 jours
5	15	0	?	
	30	0	32,00	
	60	88,49	25,00	10,51 jours
7	15	0	26,67	
	30	36,98	18,89	10,96 jours
	45	85,71	22,22	10,66 jours
	60	90,14	17,17	10,44 jours
	75	87,10	18,18	10,40 jours
10	15	0		
	30	5,78	15,83	11,67 jours
	45	72,11	23,75	10,43 jours
	60	85,00	11,11	
15	15	21,31	32,22	10,53 jours
	30	65,08	30	11,24 jours
	45	76,66	33,33	10,32 jours
	60	92,54	25,55	10,82 jours
20	15	1,23	8,88	12,00 jours
	30	64,10	7,14	10,52 jours
	60	94,44	28	11,15 jours
30	15	10,66	5,00	13,25 jours
	30	59,09	17,50	10,83 jours
	45	82,50	25,92	10,42 jours
	60	92,18	20,00	11,08 jours
60	15	62,50	30,00	10,77 jours
	30	84,84	15,38	11,69 jours
	45	85,93	13,51	ñ
	60	98,27	12,12	10,03 jours

et où par conséquent, les dangers de « mortalité accidentelle » ne sont pas entièrement écartés.

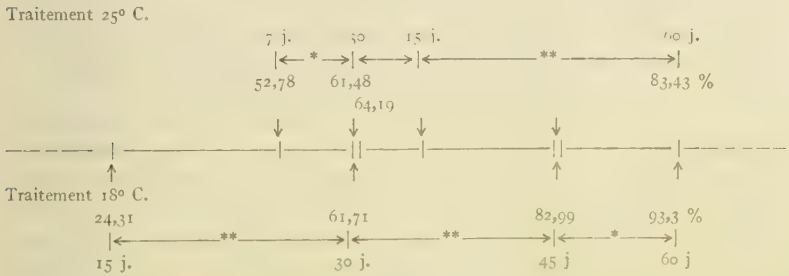
5. — A quelques exceptions près, les délais moyens d'apparition des éclosions sont d'autant plus faibles que les séjours à 25°C et à 18°C ont été plus longs.

Cependant il reste à déterminer si les différences dans les pourcentages d'élimination de la diapause sont dues aux traitements et si ces différences sont significatives. Une analyse statistique des résultats a donc été effectuée en retenant seulement les 16 combinaisons de 2 facteurs de variation à 4 niveaux :

1° Durée de séjour à 25° (7, 15, 30 ou 60 jours).

2° Durée de séjour à 18° (15, 30, 45 ou 60 jours).

L'analyse de variance (tableau IX, p. 148) montre que les 2 facteurs de variation envisagés entraînent des variations significatives du pourcentage de réactivation. La variation due à l'interaction de ces 2 facteurs est également significative mais à un degré moindre. En outre, les plus petites différences significatives, calculées avec les seuils de 5 p. 100 et de 1 p. 100, étant respectivement de 8,51 et de 11,59, il devient possible de fixer le rôle de chacun des séjours aux deux températures 25°C et 18°C. Il peut être admis que les différences entre les durées des séjours sont beaucoup plus significatives à 18°C qu'à 25°C, ce qui s'explique clairement, puisque 18°C est la température chargée d'éliminer l'état de repos. Cependant, à 25°C, il y a également augmentation nette de la propension à la réactivation, en fonction de la durée d'incubation. Dans ce cas, trois groupes peuvent être séparés suivant leur effet sur l'élimination de la diapause : 7 jours, 15 et 30 jours, 60 jours.



** = hautement significatif (seuil de 0,01).

* = significatif (seuil de 0,05).

Ces résultats diffèrent fondamentalement de ceux qui sont obtenus à 8°C (Le Berre, 1951). Non seulement, comme cela sera exposé plus loin, les œufs peuvent être réactivés sans abaissement de température, après une incubation initiale à 18°C suffisamment prolongée, mais encore, l'état de diapause se trouve profondément modifié selon les durées de

séjour successif à 25°C et 18°C. C'est ainsi qu'après une incubation initiale de 7 jours à 25°C (embryon encore actif) un stage de 45 jours à 18°C suffit pour que 85 p. 100 des œufs soient aptes à reprendre leur embryogénèse.

TABLEAU IX

Analyse de variance de l'élimination de la diapause obtenue à la suite de séjours variables à 25°C et 18°C.

Traitements	dl	Somme des carrés écarts	Variance	F calculé	F des tables		
					5 %	1 %	0,1 %
25°C ..... 7, 15, 30, 60 jours ..	3	5 880,89	1 960,30	19,39	2,91	4,48	7
18°C ..... 15, 30, 45, 60 jours .	3	33 478,86	11 159,62	110,40 ×××	2,91	4,48	7
Interaction	9	4 841,54	587,65	5,32 ×××	2,20	3,03	4,35
Résidu	31	3 133,63	101,08				

Il semble alors que l'évolution embryonnaire d'une part, l'évolution de la diapause d'autre part, soient ici intimement associées, de telle sorte que l'incubation à 18°C constitue un complément indispensable de l'incubation initiale à 25°C. Il n'est guère douteux qu'à 21°C, des observations identiques à celles-ci auraient pu être faites, à la condition probable d'augmenter les durées des séjours à cette température.

2. — Conditions d'élimination de la diapause par simple élévation de la température d'incubation initiale.

La précédente expérience annonce la possibilité d'obtenir une abondante reprise de l'activité embryonnaire par simple élévation de la température d'incubation initiale. Encore faut-il préciser dans quelles limites une telle technique peut être appliquée. Deux genres d'essais sont donc organisés, le premier destiné à préciser l'échelle thermique à l'intérieur de laquelle l'élimination de la diapause est possible, le second vise à fixer la durée minimum des traitements.

EXPÉRIENCE N° 3. — (Tableau X, p. 149).

Des lots de 30 à 40 œufs, placés à quatre températures d'incubation initiale différentes, pendant 60 jours, sont ensuite exposés à des températures plus élevées. Les éclosions qui se produisent sont recueillies et les durées correspondantes de l'incubation complémentaire rigoureusement relevées.

Il apparaît immédiatement qu'une élévation de la température, inactive après une incubation préliminaire à 33°C, agit faiblement lorsque l'incubation initiale s'est déroulée à 25°C et déclenche une importante

TABLEAU X

Modalités de l'élimination de la diapause en fonction d'une élévation de la température d'incubation initiale.

Température d'incubation initiale (1) 60 jours	Température d'incubation complémentaire	Délais moyens des éclosions en jours		Pourcentage des éclosions observées	
				c	
33°C	38°C			0	0,00
				0	
		33,86		50	
25°C	33°C	32,83	32,56	40	45,00
		31,00		44	
		12,33		82,35	
	33°C	13,44	13,13	80,00	77,54
		13,62		70,27	
21°C		27,00		87,25	
	25°C	22,5	24,5	80	89,08
		24		100	
		11,23		86,66	
	33°C	11,43	11,76	87,09	89,29
		12,62		94,12	
		20,27		88	
18°C	25°C	21,50	19,92	85	91,00
		18		100	
		52,00		88,50	
	21°C	48,50	49,1	90	92,83
		46,80		100	

(1) Des témoins, gardés 150 à 200 jours à ces températures constantes d'incubation initiale, ne donnent aucune éclosion.

réactivation chez les œufs placés aussitôt après la ponte, à 21°C et 18°C. A 25°C, les éclosions s'échelonnent entre les 11e et 60e jours et la quantité totale d'œufs réactivés ne dépasse pas 50 p. 100. Par contre, dans les cas d'incubation initiale à 21°C et 18°C, les éclosions apparaissent à un

rythme rapide, et intéressent généralement plus de 80 p. 100 des œufs viables mis en expérience. De plus, les durées moyennes de l'incubation complémentaire présentent des variations caractéristiques. Il y a lieu de remarquer en effet que les délais d'éclosion sont d'autant plus petits que la température d'incubation initiale a été moins élevée (32,56) 13,13 et 11,76 jours aux températures de 25, 21 et 18°C).

Enfin, lorsque les œufs ont d'abord été exposés à 18°C, les durées moyennes de l'incubation complémentaire varient en sens inverse de la température, et les valeurs obtenues sont justifiables de la loi de Vant' hoff et Arrhenius.

Tableau XI

Élimination de la diapause par élévation de la température d'incubation initiale.

Durées en jour de l'incubation initiale à :		Pourcentages moyens :		Durées moyennes en jours de l'incubation complémentaire à 33°C
18°C	21°C	des éclosions	de la mortalité	
5 à 20		0		
	5 à 20	0		
28		18,75	3,00	12,67
	25	1,38	2,00	14,00
36		35,13	5,13	12,08
	31	6,41	4,41	14,06
47		54,94	15,47	11,51
	39	9,34	1,83	13,60
55		89,28	9,52	10,60
	53	42,19	4,48	10,68
60		89,47		11,09
	60	76,41	7,5	10,80
66		90,7	9,37	11,09
	65	90,59	4,49	10,65

Expérience n° 4. — (Tableau XI, p. 150 ; fig. 9 et 10, p. 151).

Après avoir montré que, sous des conditions thermiques modérées agissant pendant 60 jours, la réactivation des œufs s'opère lorsque la température s'élève, il devient intéressant de connaître le moment à partir duquel l'œuf *a acquis cette aptitude latente à la reprise de son embryogénèse*. Pour préciser ce point particulier, les œufs, placés pendant des

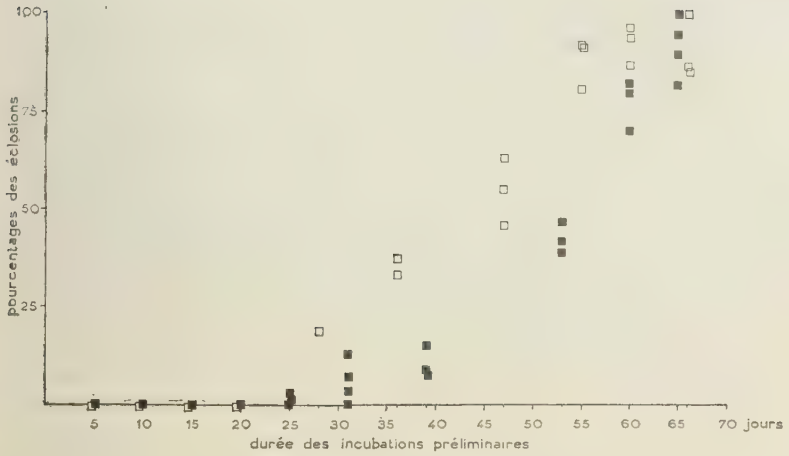


FIG. 9. — Distribution des pourcentages d'œufs réactivés à 33°C après incubation préliminaire à 21°C (■) et 18°C (□).

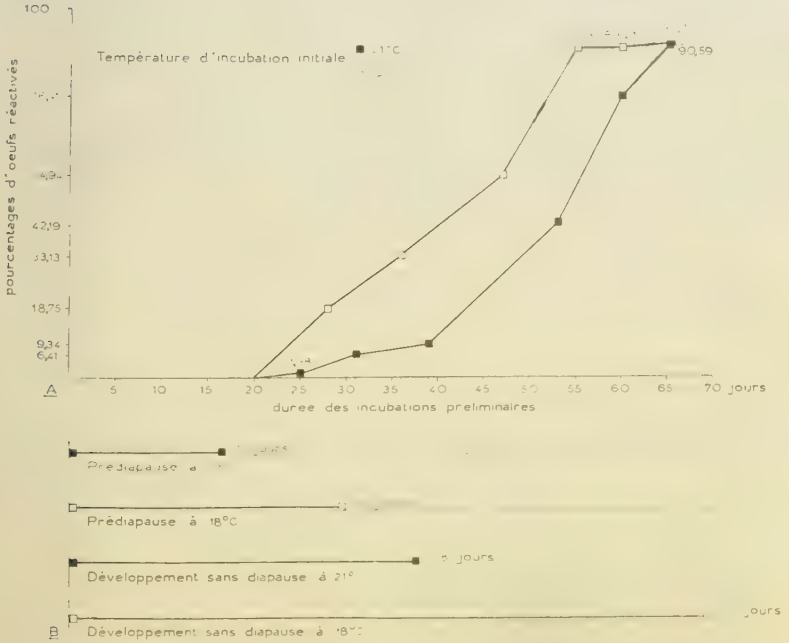


FIG. 10. — A. Pourcentages moyens d'œufs réactivés en fonction de la température d'incubation initiale, toutes autres conditions restant identiques et constantes. B. Diagramme comparatif du développement embryonnaire à 21°C (■) et 18°C (□).

périodes allant de cinq à soixante-six jours à chacune des deux températures précédemment retenues (18°C et 21°C) sont ensuite directement exposés à 33°C et surveillés comme dans les expériences antérieures.

Les premières reprises de développement sont obtenues alors que les œufs sont demeurés seulement 25 jours à 21°C et 18°C. Cela signifie que certains embryons présentent un métabolismes suffisamment « plastique » pour qu'une faible modification des conditions thermiques ambiantes engendre, à ce moment, la possibilité d'un développement continu. Puis, au fur et à mesure que l'incubation se prolonge, la propension à la réactivation augmente, tandis que les délais moyens d'apparition des éclosions diminuent de façon nette, particulièrement dans la série 21°C et que la mortalité embryonnaire demeure remarquablement faible.

L'examen des courbes (fig. 10, p. 151) montre que les œufs se comportent différemment selon la température à laquelle ils sont initialement incubés. Les œufs exposés à 18° acquièrent plus rapidement la faculté de reprendre leur développement. Pour que 90 p. 100 des œufs soient réactivables, il faut en effet attendre 55 jours à 18°C et 66 jours à 21°C. De plus, dès le 36e jour d'incubation à 18°C, 33 p. 100 des œufs sont déjà capables de rompre leur état d'inertie quand la température s'élève ; après 39 jours d'exposition à 21°C, on compte seulement 9,34 p. 100 des œufs qui présentent la même tendance à la réactivation.

TABLEAU XII

Diagramme récapitulatif des modalités de réactivation des œufs à diapause, compte tenu de séjours convenables aux différentes températures.

Incubation initiale → / Réactivation ↓	Températures supérieures au zéro de développement				
	18°C	21°C	25°C	33°C	
8°C	+	+	+	+	
18°C	D	+	+	D	(2)
21°C	+	D	D	D	(2)
25°C (1)	+	+	D	D	
33°C (1)	+	+	D	D	
35°C (1)	+	+	D	D	

(1) Élévation de la température d'incubation initiale.
(2) Abaissement de la température d'incubation initiale.

Enfin, les délais d'éclosions sont nettement plus grands à 21°C qu'à 18°C, lorsque les œufs sont incubés pendant moins de quarante jours.

Ces quatre expériences, conduites successivement, apportent un certain nombre de précisions sur les conditions de développement des œufs à diapause et le tableau XII (p. 152) en résume les principales conclusions. S'il est actuellement impossible d'inhiber l'entrée en diapause des œufs appartenant aux lignées univoltines, la disparition de l'état quiescent peut être obtenue de diverses manières, ce qui signifie, en première approximation, que les mécanismes impliqués peuvent, sinon avoir plusieurs origines, du moins suivre des chaînes réactionnelles différentes. Cependant, il faut reconnaître que le champ d'action des températures réactivantes inférieures au zéro de développement est de beaucoup le plus étendu. Selon les précédentes expériences il apparaît en effet que des températures légèrement supérieures au zéro de développement d'une part, des élévations plus ou moins marquées de la température d'incubation initiale d'autre part, ne sont susceptibles d'éliminer la diapause que dans des circonstances bien définies, représentées en général par une exposition préliminaire à des températures modérées. Ces constatations illustrent clairement le rôle déterminant de la température d'incubation initiale et intègrent précisément la notion d'évolution physiologique de la diapause ou « *Diapause development* » d'Andrewartha (1952).

III. — TEMPÉRATURE D'INCUBATION INITIALE, INTENSITÉ ET ÉVOLUTION DE L'ÉTAT DE DIAPAUSE

Indépendamment de la technique thermo-réactivante adoptée, l'élimination de la diapause est étroitement associée aux conditions d'incubation initiale de l'œuf. C'est du moins ce qui émerge des expériences exposées dans les pages précédentes. En effet, plus la température qui agit sur les premiers moments évolutifs de l'œuf à diapause est élevée, plus la réactivation s'avère difficile à obtenir, quelle que soit la technique utilisée.

En reprenant par exemple les températures d'incubation initiale 33°C et 25°C, mais en multipliant de façon considérable le nombre des lots, l'analyse statistique des résultats, qui porte sur 1 740 œufs répartis dans 59 oothèques, corrobore aussi bien cette dernière conclusion que les premiers résultats rapportés page 143. Les taux d'œufs réactivés, après une exposition préliminaire à 25°C, sont toujours supérieurs à 50 p. 100, et admettent la moyenne générale de 71,9 p. 100. En outre, ils accusent une faible variabilité se traduisant, dans l'analyse statistique — qui porte sur les logarithmes des résultats — par une variance résiduelle égale à 0,0050. Par contre, les pourcentages des éclosions observées dans le cas d'une incubation initiale à 33°C, s'échelonnent entre 15 p. 100 et 98 p. 100 et ont une valeur moyenne générale de 30,1 p. 100. La grande variabilité des quantités d'œufs réactivés, se traduit alors par une variance

résiduelle égale à 0,0543. Par ailleurs, les liaisons entre le nombre des œufs mis en expérience et le nombre des éclosions obtenues, représentés par leur logarithme x et y peuvent être rapportées aux équations suivantes :

$y\ 25 = 0{,}9008\ x - 0{,}0003$, et

$y\ 33 = 0{,}8025\ x - 0{,}2368$.

Enfin, l'analyse de covariance indique, comme le laissait entrevoir

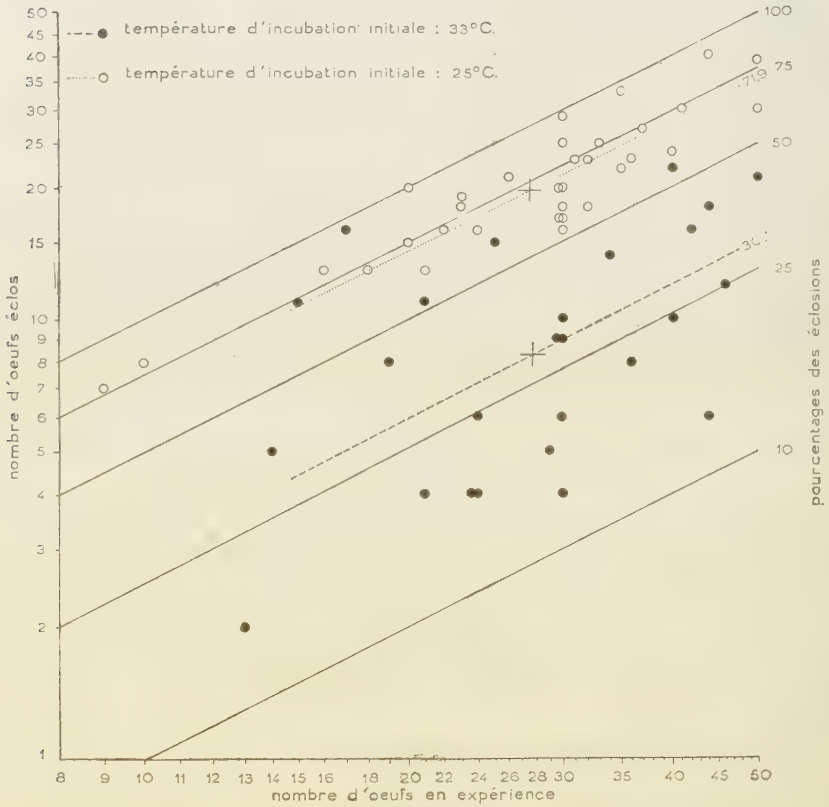


FIG. 11. — Liaison entre le nombre d'œufs éclos et le nombre d'œufs mis en expérience, en fonction de la température d'incubation initiale. (Coordonnées logarithmiques.)

d'ailleurs le simple examen de la figure 11 (p. 154) que les différences entre les pourcentages d'éclosions enregistrés à 25°C et 33°C sont hautement significatives ($F = 79{,}64\ xx$). *On est alors conduit à admettre que la série 25°C, caractérisée par une variance résiduelle faible et un taux moyen d'éclosions élevé, réalise des conditions meilleures que la série 33°C.*

Une même conclusion peut être formulée à la suite d'essais comportant des températures réactivantes supérieures au zéro de développement (tableau XIII, p. 155). On assiste également dans ce cas à un renforcement

très accusé de l'état de repos qui se traduit par un faible taux de reprise du développement des œufs initialement incubés à 33°C.

Il ne fait donc aucun doute que l'intensité de l'état de diapause est directement conditionnée par la température d'incubation initiale.

TABLEAU XIII

Pourcentages moyens des éclosions obtenues par réactivation à 18°C *d'œufs ayant été initialement exposés à* 33°C *et* 25°C.

Température d'incubation initiale	Durées des séjours réactivants à 18°C et pourcentages des éclosions observées			
	15 jours	30 jours	45 jours	60 jours
25°C	10,66 %	59,09 %	82,5 %	92,18 %
33°C	3,45 %	17,24 %	23,33 %	40,00 %

Trois hypothèses peuvent alors être avancées pour expliquer cette relation :

La condition thermique agit soit au cours de la phase active du développement de l'œuf à diapause (Prédiapause), soit après l'entrée en diapause, soit enfin pendant toute la période d'incubation initiale, mais dans ce dernier cas il est nécessaire de préciser si la durée d'action est susceptible d'intervenir.

Un premier fait déjà rapporté au début de ce chapitre, s'avère incontestable : les embryons atteignent d'autant plus rapidement le stade morphologique annonçant leur entrée en diapause que la température ambiante est plus élevée. Il se peut donc que ce soit pendant cette phase active que l'embryon organise l'intensité ultérieure de sa diapause.

Il n'est, pour y répondre, que de reprendre les résultats des expériences précédentes n° 2 et 4. D'une façon générale, on peut admettre qu'à 18°C, le développement est sensiblement trois fois plus lent qu'à 25°C. La comparaison des taux de réactivation obtenus en remplaçant les durées d'exposition à 25°C par leurs équivalents à 18°C (tableau XIV, p. 156) montre que le séjour initial à 25°C a pour conséquence un état quiescent plus fortement établi qui se manifeste par une élimination plus difficile à opérer. Mais il ressort également de cette étude que l'intervention des températures d'incubation initiale pendant la période de repos influence également de façon significative l'intensité de l'état de repos. On assiste d'ailleurs dans ce cas à une *évolution de l'état de diapause d'autant plus rapide que la température d'incubation est moins élevée*. Dans les expériences précédentes, il convient de remarquer qu'en adoptant une durée d'exposition de 60 jours, quelle que soit la température, le schéma expé-

rimental réalise des conditions très hétérogènes ainsi que le démontre le diagramme ci-dessous.

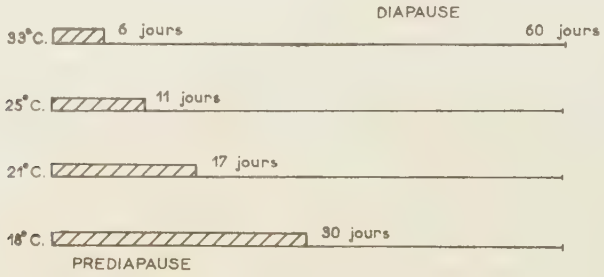


Tableau XIV

Comparaison des pourcentages des réactivations obtenues après traitements thermiques équivalents.

Durées théoriques de l'exposition à 18°C	Durées réelles des incubations à :		Pourcentages d'œufs aptes à être réactivés
	25°C	18°C	
21 jours	0	21	0,00 %
	2	15	0,00 %
36 jours	0	36	33,13 %
	2	30	0,00 %
	7	15	0,00 %
45 jours	0	45	54,94 %
	5	30	0,00 %
	10	15	0,00 %
60 jours	0	60	89,47 %
	10	30	15,83 %
	15	15	32,22 %
75 jours	5	60	88,49 %
	10	45	72,11 %
	15	30	65,08 %
	20	15	1,23 %
90 jours	10	60	85,00 %
	15	45	76,66 %
	20	30	64,10 %

De la sorte, les œufs restent en diapause respectivement 54, 40, 43 et 30 jours, sous les températures : 33°, 25°, 21° et 18°C. Or, par élévation de la température initiale d'incubation, la précédente expérience n° 3 montre que les embryons contenus dans les œufs, bien que parvenus à un même stade morphologique, présentent des états physiologiques nettement distincts qui s'expriment par des tendances notablement différentes à la réactivation. De plus, l'élimination complète de la diapause par élévation de la température, possible au 55e jour d'incubation initiale à 18°C (30 jours de vie active auxquels succèdent 25 jours d'évolution de la diapause) et au 65e jour d'incubation à 21°C (17 jours de vie active auxquels s'ajoutent 48 jours d'évolution de la diapause) n'est plus réalisable à 25°C que dans de faibles proportions (même lorsque la durée de l'incubation varie entre 10 jours et 120 jours). En reprenant les deux premières conditions thermiques d'incubation, des embryons morphologiquement identiques, exigent respectivement 25 jours et 48 jours pour atteindre des états physiologiques semblables. Cela signifie, en première approximation, que les *durées de l'évolution de la diapause sont inversement proportionnelles aux vitesses de développement de la phase active embryonnaire de pré-diapause* et qu'en outre, il y a une sorte de seuil supérieur au-dessus duquel cette évolution est impossible ou s'effectue plus ou moins difficilement. L'agent thermique destiné à éliminer la diapause agit donc en fonction de la température d'incubation initiale. Il reste à savoir si la durée d'action de cette dernière, en dehors de toute évolution de la diapause, est capable de modifier l'intensité de l'état de repos. Deux cas sont à distinguer selon que la température d'incubation initiale est modérée ou élevée. Des œufs exposés de 2 à 130 jours à 25°C présentent une même tendance à la réactivation vis-à-vis d'un séjour de deux mois à 18°C (tableau XV, p. 158). Par contre, les œufs perdent leur aptitude à la réactivation au fur et à mesure que l'incubation à 33°C se prolonge comme le montrent les chiffres qui entrent dans le tableau ci-dessous.

Durées de l'incubation à 33°C	5 j.	10 j.	15 j.	30 j.	45 j.	60 j.
Taux de réactivation ...	75,00 %	66,67 %	40,00 %	23,33 %	14,81 %	10,00 %

On en déduit que les œufs en diapause maintenus sous des conditions thermiques modérées, gardent très longtemps la faculté d'être réactivés, alors qu'ils perdent cette faculté très rapidement lorsque la température ambiante est trop élevée. Quand on sait que 33°C représente la température optimum du développement de l'œuf de criquet sans diapause (Krunwal, 1939, Hamilton, 1936 puis 1950, Le Berre 1953, Yakimovitch, 1950) on est

conduit à admettre, à la suite de YAKIMOVITCH que l'œuf univoltin, lorsqu'il entreprend son développement, demande des conditions thermiques qui lui sont propres, et qui diffèrent notablement des conditions thermiques exigées par l'œuf polyvoltin.

TABLEAU XV

Réactivation des œufs en diapause en fonction d'une durée d'incubation initiale variable à 25°C et obtenue par un séjour de deux mois à 18°C.

Durée du séjour à 25°C	Pourcentages des éclosions			Pourcentages correspondants de la mortalité			Pourcentages moyens	
	1	2	3	1	2	3	Éclosions	Mortalités
2 jours	95,83	88,00	86,66	14,88	16,07	40,00	90,62	22,89
5 jours	87,50	100,00	77,80	29,23	18,00	32,00	88,43	26,41
7 jours	100,00	100,00	69,13	16,67	13,33	23,33	90,14	17,17
10 jours	92,59	80,76	81,48	10,00	13,33	10,00	85,00	11,11
15 jours	87,00	100,00	92,00	23,33	36,67	16,67	92,54	25,55
20 jours	94,93	89,47	100,00	24,00	24,00	36,00	94,44	28,00
30 jours	94,12	89,00	92,86	32,00	24,00	6,64	92,18	20,00
60 jours	100,00	100,00	95,00	9,09	18,18	9,09	98,27	12,12
65 jours	92,30	81,81		16,13	26,26		87,05	21,39
75 jours	100,00	95,65	96,80	6,89	32,35	20,00	97,53	19,00
85 jours	81,81	100,00	92,00	38,38	20,00	26,47	91,55	28,00
95 jours	88,00	80,76	80,76	32,43	10,34	10,34	83,12	17,20
120 jours	100,00	79,41	86,95	9,37	32,00	23,33	88,37	18,87
130 jours	88,88	73,33		28,95	17,65		83,33	22,22

IV. — RÉPERCUSSIONS DES CONDITIONS D'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE SUR LA VITALITÉ DES INSECTES

Différents expérimentateurs ont montré que la débilité des parents peut jouer un rôle important dans les réactions de la génération suivante (GUYENOT, 1917, BABCOCK, 1927, COUSIN, 1932).

Par ailleurs, il est possible d'affecter plus ou moins profondément la physiologie des adultes en agissant sur les facteurs du milieu dans lequel les œufs et les larves évoluent. On a vu par exemple que le voltinisme de divers arthropodes peut être modifié en agissant très précoce-

ment, sur le développement embryonnaire ou sur les premiers stades larvaires, comme le montrent les expériences conduites sur *Bombyx mori* (Kogure, 1933), *Metatetranychus ulmi* (Leis, 1948-1953), *Acronycta rumicis* (Danilievsky, 1948).

La présente étude a pour but de montrer que la physiologie des adultes univoltins est profondément affectée par les conditions thermiques sous lesquelles le développement embryonnaire s'est déroulé. Deux des diverses solutions trouvées au problème de la réactivation des œufs en diapause sont retenues ici, car une expérimentation complète eût à nouveau nécessité une extension énorme des élevages en cours, et demandé trop de place et de matériel. L'une de ces deux solutions (a_1) comporte une incubation initiale à 25°C d'une durée de 60 jours, suivie d'un séjour égal à 8°C. L'autre solution (a_2) comprend seulement une incubation initiale à 18°C d'une durée de 55 jours. En outre, dans les deux essais, l'incubation complémentaire se déroule uniformément à 33°C, et dure approximativement dix jours. L'évolution complète des œufs qui entrent dans le groupe a_1 exige donc au moins 130 jours — dont une exposition de deux mois à basse température — et présente une mortalité égale à 11,22 p. 100 (tableau VII, p. 143). Par contre, les œufs qui appartiennent au groupe a_2 terminent leur développement sans avoir à séjourner au froid, après seulement 65 jours d'incubation et montrent 9,52 p. 100 de mortalité (tableau XI, p. 150). Les deux solutions envisagées accusent de nettes différences dans les durées d'incubation qui sont le reflet d'états de diapause d'inégale intensité (p. 153 et suivantes). Les larves écloses à la suite de ces deux traitements sont recueillies en tenant compte de leur provenance et mises en élevage dans des conditions identiques. Aucune différence notable n'est observée au cours de leur développement. Les adultes issus de ces larves sont donc réunis par couples et mis en élevage afin de préciser les caractères de fécondité des femelles, ce qui constitue un phénomène relativement aisé à suivre. Néanmoins, deux années complètes ont été nécessaires pour obtenir des informations suffisamment nombreuses. C'est ce qui explique la présence de deux régimes alimentaires. Les insectes sont nourris de feuilles de *Sasa japonica* pendant la mauvaise saison, de *Phragmites communis* durant toute la belle saison.

Les résultats qui concernent la durée de la maturation sexuelle, le nombre moyen des oothèques déposées par les femelles, la fréquence de l'oviposition et le nombre moyen d'œufs contenus dans les oothèques permettent de dégager plusieurs faits précis.

1. — Les conditions thermiques de l'incubation des œufs à diapause ont un profond retentissement sur la fécondité des femelles, qui se manifeste de façons très différentes, selon l'alimentation. L'examen du tableau des moyennes (XVI, p. 160) indique par exemple que la substitution de

Sasa japonica à *Phragmites communis* réajuste les délais de la maturation sexuelle préalablement fort affectés par les traitements réactivants.

2. — Les deux caractères fréquence de la ponte et nombre moyen des œufs par oothèque ne sont nullement affectés par le régime alimentaire tandis qu'ils le sont dans une large mesure par les traitements réactivants.

TABLEAU XVI

Comparaison des moyennes concernant quatre caractères biologiques des femelles.

Traitements	D		N		R		P	
	b1	b2	b1	b2	b1	b2	b1	b2
a1	16,5 j.	16,47 j.	4,08	6,06	4,10 j.	4,15 j.	35,42	33,75
a2	25,81 j.	19,56 j.	3,08	5,56	5,80 j.	5,52 j.	28,86	29,04

D : Délais de la maturation sexuelle des femelles (en jours),
N : Nombre moyen des oothèques déposés par la femelle.
R : Fréquence de l'oviposition.
P : Nombre moyen des œufs contenus dans l'oothèque.
A : Traitements thermiques des œufs
a_1 : 60 jours 25° C + 60 jours 8° C + 10 jours 33° C.
a_2 : 60 jours 15° C + 10 jours 33° C.
B : Régimes alimentaires
b_1 : *Phragmites communis*.
b_2 : *Sasa japonica*.

(1) Pour faciliter l'exposé, ces abréviations seront employées au cours de toute cette étude.

3. — D'une façon générale, les adultes, dont l'embryogénèse s'est déroulée à 18°C puis 33°C, présentent une fécondité nettement plus faible, bien qu'ils montrent, dans le cas d'une alimentation au *Phragmites communis*, une plus grande longévité (43,67 jours en moyenne contre 37, 36 jours dans le cas d'une réactivation par séjour en chambre froide).

L'analyse de variance d'une part, la recherche des fonctions discriminantes d'autre part, ont permis par ailleurs d'estimer aussi exactement que possible la signification des différences observées. Mais on a été obligé d'éliminer les quelques individus qui, ayant pondu une seule fois, ne présentaient pas d'observations sur la fréquence de la ponte.

Il apparaît clairement que chacun des caractères étudiés est toujours affecté de façon significative par les techniques d'incubation des œufs, tandis que le régime alimentaire ne paraît jouer qu'un rôle secondaire (tableau XVII, p. 161). Cependant, les délais de maturation sexuelle dépendent aussi de l'interaction des deux traitements, ce qui transparaît nettement à l'analyse (F = 19,63 xx).

On a enfin estimé les fonctions linéaires des différentes variables D, N, R et P, pour lesquelles la discrimination entre les effets des diffé-

rents niveaux de chaque facteur de variation était maximum. Le tableau XVIII (p. 161) donne les valeurs des tests F obtenus pour les fonctions discriminantes calculées à partir des divers facteurs. Dans le cas du facteur A on a fait entrer successivement dans le calcul de ces fonctions, 2, 3 ou 4 des variables considérées. On voit que la discrimination entre les niveaux du facteur A n'est pas sensiblement plus élevée si on considère P en plus des trois autres variables. *Les variations de P (nombre moyen des œufs contenus dans les oothèques) s'expliquent donc entièrement par les variations concomitantes des autres caractères D, R et N.*

En ce qui concerne le facteur B, la prise en considération de D modifie

Tableau des effectifs.

	b_1	b_2	
a_1	46	34	80
a_2	26	9	35
	72	43	115

TABLEAU XVII

Analyse de variance. Signification des différences entre les moyennes.

Origine de la variance	Degré de liberté	D	N	R	P
A	1	20,36**	6,60*	53,24**	13,84**
B	1	2,49	14,45**	0,62	0,24
Interaction A x B	1	19,63**	2,23	0,34	0,37

TABLEAU XVIII

Fonctions discriminantes pour chaque traitement et leur interaction. Valeurs des tests F calculés.

Facteur sur lequel est basée la fonction discriminante		A				B	A x B (interaction)
Variable entrant dans la fonction discriminante		D. R. N. P.	D. N. R.	D. R.	N. R.	D. N.	D. N.
Origine de variation	A	79,77	75,02	67,35	61,89	15,62	25,06
	B	5,11	6,37	1,93	4,71	16,47	6,64
	A x B	6,70	7,94	6,89	1,23	8,60	21,36

de façon négligeable la discrimination observée à partir de la seule variable N (F = 16,47 au lieu de 14,45). Cela signifie que les différences dues au régime portent exclusivement sur le caractère N (nombre moyen d'oothèques déposées par femelle).

L'interaction des facteurs A et B n'influence que les délais de la maturation sexuelle des femelles.

Il est donc incontestable que les conditions thermiques dans lesquelles se développent les œufs univoltins influencent considérablement les étapes ultérieures de l'ontogénèse du criquet migrateur.

V. — CONCLUSIONS

Plusieurs températures, diversement associées viennent d'être essayées sur l'œuf univoltin.

Ce procédé d'expérimentation permet de tirer des conclusions précises sur les conditions thermiques de la réactivation, et la vitalité des insectes issus d'œufs à diapause différemment traités.

1. — Il n'y a pas de développement embryonnaire complet lorsque la température d'incubation reste constante.

2. — L'intensité avec laquelle la diapause s'inscrit dans l'œuf dépend directement de la température d'incubation initiale.

3. — L'état de diapause que l'on observe chez l'œuf du criquet migrateur univoltin peut être levé de plusieurs manières. Mais, la condition réactivante doit être choisie en fonction de la température d'incubation initiale.

Dans tous les cas, les températures inférieures au zéro de développement sont réactivantes. Il suffit alors de rechercher la durée d'action la plus favorable.

Les températures supérieures au zéro de développement peuvent éliminer de façon satisfaisante l'état de diapause à condition toutefois que l'incubation initiale se déroule à des températures modérées.

L'élimination de la diapause peut enfin être obtenue par simple élévation de la température d'incubation initiale lorsque celle-ci n'est que légèrement supérieure au zéro de développement.

Si l'on considère par conséquent l'échelle thermique à l'intérieur de laquelle le développement embryonnaire de post-diapause est possible, il apparaît que :

Dans les cas d'une incubation initiale égale ou supérieure à 33°C, la diapause est éliminée seulement lorsque l'œuf séjourne pendant un temps suffisamment long à une température réactivante inférieure à 14°C.

Si l'incubation initiale a lieu à des températures modérées, comprises entre 25°C et 30°C, la reprise du développement devient possible, à con-

dition que les œufs soient exposés à des températures égales ou inférieures à 21°C.

Les œufs incubés initialement à des températures comprises entre 14°C et 21°C reprennent leur développement sous le simple stimulus d'une élévation de la condition thermique ambiante. Un séjour préalable au froid n'est plus indispensable pour assurer leur réactivation.

4. — L'œuf en diapause n'acquiert pas d'emblée la faculté de reprendre son développement. La technique qui consiste à garder plus ou moins longtemps les œufs à 25°C avant de les placer à 18°C pendant une période de durée variable, permet de dégager clairement l'existence d'une double évolution de la diapause.

La première se déroule pendant toute la durée de l'incubation initiale à 25°C. Elle conditionne *l'état de « réactivabilité »* de l'œuf et l'analyse de variance des résultats conduit à concevoir trois étapes successives du phénomène :

Le pourcentage de « réactivabilité » augmente avec la durée du séjour à 25°C jusqu'à ce que celle-ci atteigne 15 jours, puis reste stationnaire pendant les quinze jours qui suivent, enfin augmente de nouveau graduellement pour atteindre 83 p. 100 au 60e jour.

La seconde évolution de la diapause est provoquée par le séjour à 18°C. Elle modifie graduellement *l'état de réactivation de l'œuf*. L'analyse de variance des résultats précise que chaque exposition supplémentaire de quinze jours à 18°C a pour conséquence une augmentation significative des pourcentages d'œufs dont l'état de diapause se trouve éliminé.

5. — L'état réactivé de l'œuf est révélé par l'aptitude à la reprise du développement que montre l'embryon. En outre, l'évolution embryonnaire de post-diapause n'est déclenchée qu'à la suite d'une élévation de la condition thermique ambiante, quelles que soient la température d'incubation initiale et la température réactivante. Lorsque la diapause s'est trouvée éliminée dans les meilleures conditions (par exemple après deux séjours consécutifs à 25°C et à 8°C d'une durée de deux mois chacun), les œufs terminent leur développement en 10, 18 et 45 jours aux températures d'incubation complémentaire 33°C, 25°C et 21°C.

6. — La comparaison des caractères de fécondité des femelles dont l'état de diapause embryonnaire a été éliminé de deux façons différentes soit par une alternative de chaud et de froid, soit par une simple élévation de la température, montre que le séjour à basse température augmente de façon considérable le pouvoir reproducteur des insectes en élevage.

Chapitre III

ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE DES ŒUFS DE VOLTINISMES DIFFÉRENTS PENDANT L'ANATREPSIS

I. — INTRODUCTION

La présence, chez une même espèce animale, de biotypes univoltins et polyvoltins plus ou moins parfaitement ségrégés dans la nature, constitue un événement biologique important. Il est susceptible de permettre une meilleure connaissance de la diapause, ne serait-ce que par la comparaison des diverses manifestations d'ordre organogénique et physiologique dont ils sont le siège. Or, en dépit de la quantité relativement grande d'espèces d'insectes comportant une semblable hétérogénéité dans leur cycle évolutif, il n'existe encore qu'un petit nombre de recherches — le plus souvent fragmentaires — conduites dans ce sens. Chez le Bombyx du murier, il fut successivement montré que, comparativement aux œufs univoltins, les œufs bivoltins sont plus légers (Maillot et Lambert, 1906, Verson, 1917) de taille également plus petite (Jucci, 1925) et présentent une coque exceptionnellement mince. De plus, la propension à la parthénogénèse naturelle, chez les bivoltins, est toujours plus élevée que chez les univoltins (Jucci, 1925). Enfin, Kiyoshi Katsuki (1918) signale que la taille des noyaux et des cellules germinales mâles de spolyvoltins est toujours plus grande. Reprenant ces études, A. Foa (1927) observe que la perte de poids s'accuse fortement dès le premier jour, sur les pontes qui conservent le bivoltinisme, par rapport à celles qui l'ont perdu. Chez les bivoltins, les cellules et les noyaux de la bandelette germinative sont d'une taille plutôt supérieure à celle qui se voit sur les ébauches univoltines. Or, comme l'œuf, la larve, la chrysalide et son cocon et le papillon des lignées polyvoltines sont de dimensions plus faibles, il apparaît nécessairement qu'aux divers stades, le nombre des cellules doit être réduit, comparativement à celui des races annuelles. Ce faisceau d'observations indique donc, selon l'expression de Bataillon et Tchou-si (1933), *que le bivoltinisme est inscrit dans l'œuf de Bombyx mori dès l'origine du développement* ». L'étude faite par ces deux auteurs, des premiers moments de l'embryogénèse du ver à soie, conduit à des conclusions particulièrement originales et cependant « curieusement oubliées »

dans les travaux les plus récents concernant le problème général de la diapause. Les œufs bivoltins de première génération (à développement par conséquent sans diapause) sont riches en plasma actif et relativement pauvres en deutoplasma, contrairement aux œufs bivoltins de seconde génération (à développement à diapause) et aux œufs univoltins, qui ne contiennent que peu de plasma actif pour beaucoup de deutoplasma. Cette première constatation peut expliquer à la fois les variations de taille précédemment indiquées et les différences de comportement des ovocytes au cours de la fécondation. La suppression de la diapause est en effet marquée par l'exagération secondaire des symptômes de l'*activation*. La réaction membranogène est plus marquée chez les œufs à développement ininterrompu. L'émission du globule polaire chez les bivoltins de première et de seconde génération, a lieu respectivement dans 70 p. 100 et 8 p. 100 des cas, mais n'existe jamais chez les univoltins. Selon Bataillon et Tchou-Su (1933,p. 344) « *cette particularité (émission du globule polaire) s'observe toujours là où le soulèvement de la membrane est très marqué* ». Enfin, la polyspermie est significativement différente selon le type de voltinisme. Les œufs bivoltins de première génération admettent en moyenne 1,82 spermatozoïdes par œuf, contre 2,24 pour les œufs à diapause (bivoltins de seconde génération et univoltins).

Ces deux auteurs concluent ainsi (p. 346) : « ...non seulement l'étude comparée des divers types d'œufs souligne des caractéristiques de taille et de structure qui rendraient le bivoltinisme intelligible par son activabilité exceptionnelle des pontes de F_1, mais l'intensité effective de la réaction s'affirme par une série de symptômes liés et remarquablement concordants : *soulèvement très prononcé de la membrane qui coïncide avec le rejet d'un globule polaire, limitation de la polyspermie et monospermie sur plus de la moitié des œufs à globule* » [1].

Enfin, dans ce même travail, on trouve que le trivoltinisme provoqué chez la race bivoltine a pour origine le : « *niveau exceptionnel d'activabilité chez les pontes qui évoluent directement sans diapause* ». (Bataillon et Tchou-Su, 1933, p. 346).

Les recherches menées par Bodine et ses élèves sur le criquet américain, *Melanoplus differentialis*, bien que faisant rarement appel aux comparaisons entre œufs à diapause et œufs sans diapause, contribuent à éclaircir divers points physiologiques de l'entrée en diapause puis de la reprise d'activité. C'est d'ailleurs également dans ce sens que travaillèrent respectivement Heller (1926), G. Cousin (1932), Salt (1950, 1952), Agrell (1951) sur *Deilephila euphorbiae*, *Lucilia sericata*, *Melanoplus bivittatus*, *Phalera bucephala*.

J'ai différé pour le moment, l'étude cytologique de l'ovocyte des criquets univoltins et polyvoltins, et entrepris un travail comparatif

(1) En italique dans le texte original.

d'ordre organogénique et physiologique en relation avec les périodes Prédiapause, Diapause et Postdiapause qui caractérisent l'œuf dont le développement passe par un état de repos obligatoire. Dans cette étude, cinq aspects seulement sont retenus. Ce sont : la morphogénèse embryonnaire, l'activité mitotique, l'organogénèse interne, les besoins en oxygène et enfin la croissance pondérale.

II. — DESCRIPTION DES MÉTHODES D'ÉTUDE UTILISÉES

Bien que l'évolution embryonnaire de l'œuf sans diapause de *Locusta migratoria* L. soit bien connue depuis les remarquables travaux de Roonwal (1936-1937), son étude a dû être reprise ici — en partie au moins — eu égard aux températures d'incubation les plus favorables au développement des œufs à diapause. La chronologie générale des stades évolutifs concernant la morphogénèse et l'organogénèse a donc été ramenée de 33°C à 25°C, ce qui a, en outre, permis de vérifier quelques points de l'embryologie du criquet migrateur. La structure externe des embryons a été observée selon une technique personnelle qui diffère notablement de celle qu'utilisèrent les précédents auteurs : Slifer (1942 *b*), Roonwal (1937), Steele (1942), Jinghram (1950), Salt (1949 *a*), Bodenheimer et Shulov (1951), Brookes (1953). En effet, la fixation des œufs *in toto* et leur coloration par le carmin chlorhydrique en solution alcoolique par exemple déterminent des contractions qui ne permettent plus d'étudier avec précision la croissance en longueur et en largeur des embryons. Dans le but d'éviter cet inconvénient, j'ai adopté la méthode suivante. Elle peut être utilisée dès que l'embryon se présente sous la forme d'un petit écusson de moins d'un millimètre de longueur situé sous la voûte micropylaire de l'œuf.

On commence par dilacérer finement les deux extrémités de l'œuf immergé dans une solution de Ringer. Puis, en appuyant légèrement d'arrière en avant, on oblige l'embryon à sortir lentement de l'œuf, accompagné le plus souvent d'une importante fraction de la masse du vitellus. L'embryon est alors aspiré à la pipette et déposé sur une lame porte-objet au milieu d'une goutte de la solution de Ringer. Lorsque ce premier travail est exécuté avec délicatesse, les enveloppes extra-embryonnaires sont parfaitement respectées. Dans de nombreux cas, le vitellus situé derrière la paroi dorsale provisoire de l'embryon demeure bien en place.

Une légère coloration superficielle s'avère alors nécessaire, pour rendre la morphologie externe de l'embryon plus nette. La séreuse et l'amnios sont donc rapidement enlevés sous la loupe binoculaire. La coloration de l'embryon est entreprise après avoir pris la précaution d'éliminer l'excédent de la solution de Ringer à l'aide de papier Joseph. Elle comporte l'action consécutive du vert de méthyle acétique et du

carmin chlorhydrique alcoolique. Les durées d'action ne doivent pas dépasser une minute pour le premier colorant, quelques secondes pour le second. On procède enfin à un abondant rinçage au liquide de Ringer. Les dessins effectués à la chambre claire, avant et après la coloration, indiquent que l'embryon n'a subi que des modifications négligeables au cours de ces diverses manipulations à condition, toutefois, de ne jamais effectuer de lavage à l'eau distillée. La fixation superficielle déterminée par le vert de méthyle acétique est en effet insuffisante, et la masse de l'embryon réagit encore aux solutions hypotoniques. En opérant avec soin, les structures embryonnaires sont mises en relief de façon remarquable, surtout grâce à l'association des deux colorants. Enfin, les embryons, ainsi préparés, peuvent être gardés plusieurs années, après montage dans le liquide de Faure, sans qu'aucune altération n'apparaisse.

La nécessité de comparer les structures histologiques homologues chez les embryons univoltins et polyvoltins et, le cas échéant, de suivre les variations susceptibles de se produire pendant la diapause, exigeait une bonne fixation ainsi qu'une excellente orientation de l'embryon. Le prélèvement du matériel destiné à être fixé a donc été effectué selon une technique semblable à celle qui est décrite ci-dessus. Les embryons sont extraits de l'œuf, accompagnés de leurs enveloppes extra-embryonnaires et de la plus grande partie du vitellus. Pendant la manipulation, on doit prendre la précaution de maintenir la température ambiante, aussi approchée que possible de 25°C, afin de permettre l'étude comparative de l'activité mitotique.

La fixation des pièces est faite après un séjour de six heures à la température du laboratoire, soit dans le liquide de Helly, soit dans le liquide de Regaud.

Aux lavages classiques succèdent l'inclusion dans la gélose pratiquée sous la loupe binoculaire pour orienter convenablement les embryons, puis l'inclusion dans la paraffine.

Les coupes exécutées à 5 μ d'épaisseur sont colorées selon la méthode à l'hémalun-éosine ou traitées selon la technique de Feulgen. Dans ce dernier cas, on ajoute une coloration de fond par le vert lumière. Pour quelques embryons, la coloration de Mallory et les trichromiques de Masson et de Prenant ont été utilisées, bien qu'elles n'ajoutent rien aux données topographiques que fournit la méthode à l'hémalun-éosine.

L'illustration de ce travail concerne des préparations histologiques colorées uniquement selon la méthode à l'hémalun-éosine. Les dessins exécutés à la chambre claire (O. P. L. correspondent à un même grossissement de l'objet (× 800). Les microphotographies prises à l'aide d'un appareil Leitz Panphot sont agrandies selon une échelle identique pour tous les clichés (× 150). Cela permet la mise en évidence aisée des phé-

nomènes d'hypertrophie qui sont décrits dans les quatrième et cinquième chapitres.

Les études de microrespirométrie sont faites à l'aide d'un appareil de Warburg (type Braun) et selon les indications contenues dans le « Manometric technic and metabolism tissue » (W. W. Umbrett, R. H. Burris, J. F. Stauffer, 1951).

La préparation du matériel est opérée de la façon suivante : les œufs retirés des oothèques, sont soumis à un bref séchage sur papier filtre (coque de l'œuf virant au blanc) puis pesés par groupe de 40 à 50. Ils sont ensuite introduits dans les fioles à réaction avec les quatre gouttes d'eau distillée nécessaires au maintien d'une humidité satisfaisante... Après quatre heures de mesure des échanges respiratoires, les œufs sont récupérés et utilisés à nouveau deux jours plus tard et ainsi de suite pendant toute la période du développement embryonnaire.

Le protocole des expériences comporte au moins trois répétitions, dans le but de permettre l'analyse statistique des résultats, au cas où les différences observées dans le métabolisme respiratoire des œufs sans diapause et des œufs à diapause en période active seraient telles que leur signification puisse être mise en doute.

Enfin, la croissance pondérale est suivie sur des lots de 40 à 50 œufs retirés de l'oothèque et placés dans du sable humide. Les pesées sont exécutées comme ci-dessus.

III. — MORPHOGÉNÈSE AU COURS DE L'ANATREPSIS

Cette étude commence lorsque le disque germinatif — né d'un épaississement de l'épithélium blastodermique dans la région postéro-ventrale de l'œuf — se présente sous la forme d'une plaque triangulaire composée de deux régions « protocephalon » et « protocorm » (stade I), c'est-à-dire après 90 heures d'incubation à 25°C de l'œuf univoltin. Au cours des vingt-quatre heures qui suivent, le protocéphalon s'élargit, différenciant de la sorte les deux lobes céphaliques, tandis que le protocorm s'allonge considérablement, donnant naissance au thorax et à l'abdomen. Parallèlement à cette croissance très prononcée de la bandelette germinative, on assiste à la poussée des antennes, des maxilles et des mandibules, tandis que l'ectoblaste thoracique s'épaissit de place en place, laissant deviner l'évagination prochaine des trois paires de pattes. Enfin c'est également au cours de cette période que la cavité amniotique se ferme et que la séreuse englobe toute la masse vitelline et embryonnaire (stade II). A la 130e heure d'incubation à 25°C, les divers appendices céphaliques sont nettement ébauchés, le stomodeum bien différencié, et les pattes thoraciques représentées par des évaginations latérales. La face dorsale de l'embryon se ferme provisoirement et donne lieu à la formation d'un

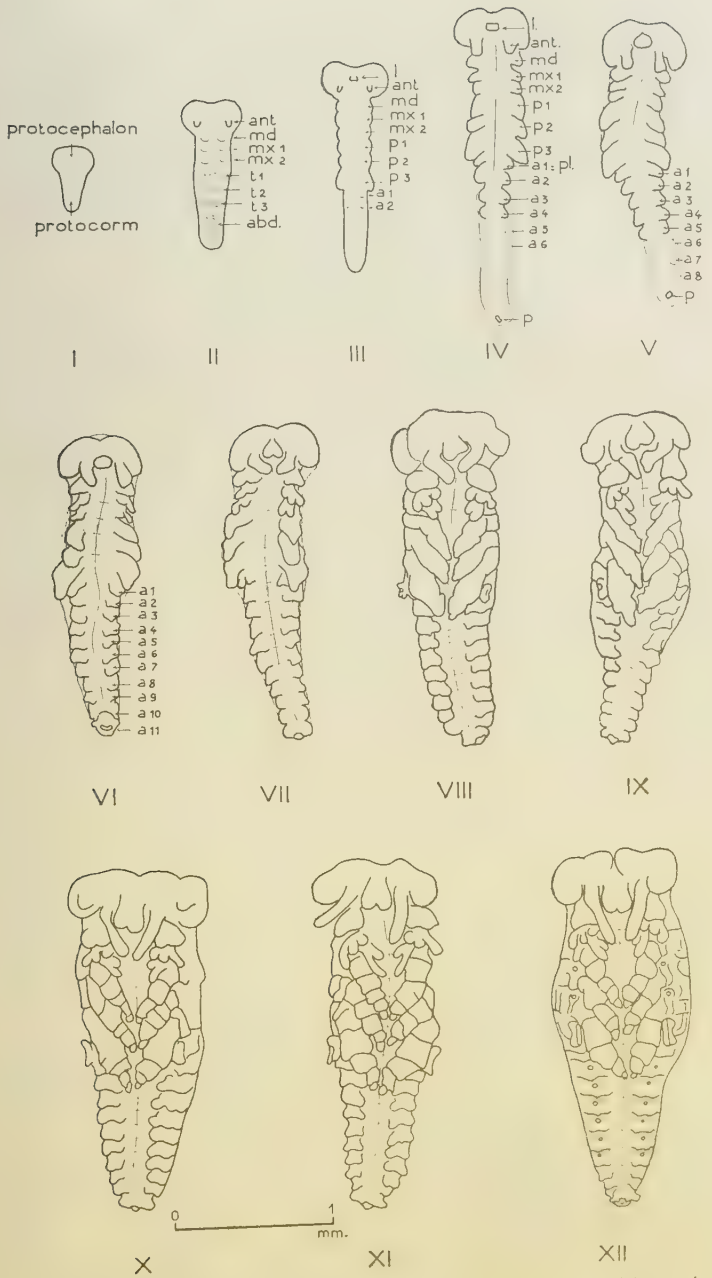


FIG. 12. — Morphogénèse embryonnaire de *L. m. gallica* au cours de l'*Anatrepsis*. Douze stades évolutifs ont été retenus.

sinus épineural. L'embryon perd alors tout contact direct avec le vitellus. Par ailleurs, la croissance en longueur est importante et la segmentation abdominale tend à s'affirmer (stade III). La morphogénèse continue à progresser, de telle sorte qu'à la 150e heure, outre les appendices céphaliques et thoraciques nettement différenciés, l'embryon présente un abdomen composé de 6 segments et possède, dans sa région distale, un proctodeum bien visible (stade IV). Vingt heures plus tard, la bandelette

Tableau XIX

*Chronologie des stades embryonnaires de l'*Anatrepsis *chez les œufs appartenant aux lignées univoltines et polyvoltines.*

Numération des stades	Age en heures des embryons			Rapport entre la rapidité d'évolution	
	polyvoltins		univoltins		
	a = 25°C	b = 19°C	c = 25°C	$\frac{b}{a}$	$\frac{a}{c}$
I	80	192	90	2,40	0,889
II	100	248	114	2,48	0,868
III	112	296	130	2,64	0,861
IV	128	310	150	2,42	0,853
V	140	350	170	2,50	0,823
VI	150	384	186	2,56	0,806
VII	156	402	196	2,58	0,810
VIII	168	432		2,57	
IX	174	444	216	2,55	0,805
X	192	504	240	2,62	0,800
XI	196	516	264	2,63	0,742
XII	200	528	312	2,64	0,656

germinative s'est notablement épaissie et élargie, les appendices ont augmenté de taille, et deux nouveaux segments abdominaux sont venus s'ajouter aux 6 premiers. Les pattes thoraciques sont alors le siège d'une croissance différentielle corrélative de leur position (stade V). Vers la 186e heure d'incubation, l'embryon a terminé sa métamérisation abdominale (11 segments) et acquis sa forme externe définitive. Les appendices céphaliques et thoraciques s'allongent énormément, mais aucune articulation n'est encore visible (stade VI). C'est seulement au cours des trente heures qui suivent que les premiers et seconds maxilles montrent les ébauches des *Lacinia*, *galea* et *palpes* (stade VII) et que les

pattes commencent à se segmenter (stade IX). L'embryon âgé de 240 heures a encore élargi et épaissi ; les lobes optiques sont proéminents, les maxilles sont mieux articulés, chaque patte comprend 4 à 5 articles, enfin les pleuropodes du premier segment abdominal prennent la forme en selle qui les caractérise (stade X). La croissance de l'embryon se pour-

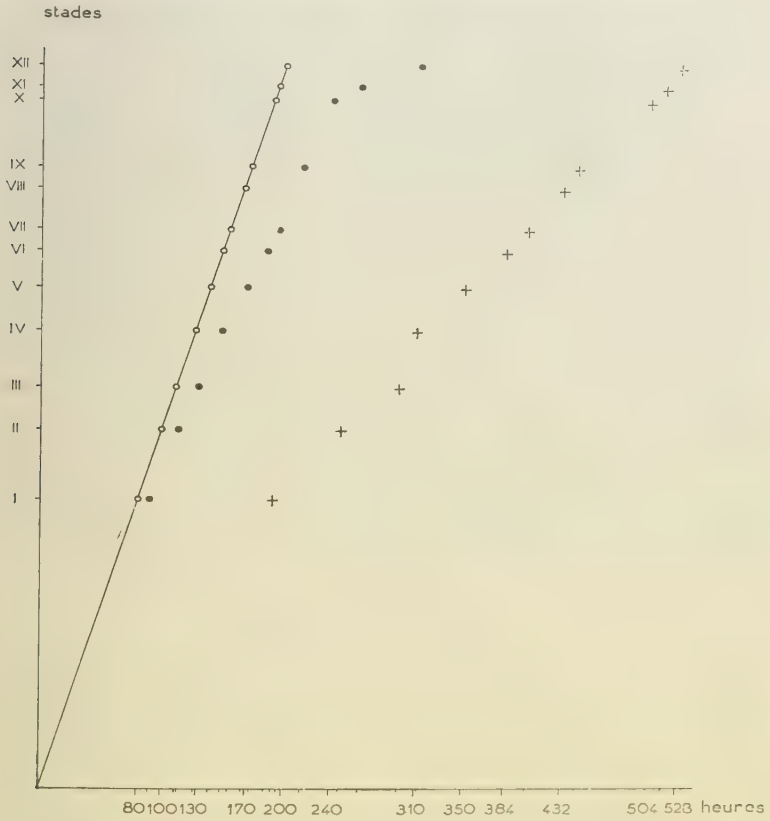


FIG. 13. — Chronologie des premiers stades embryonnaires (représentation graphique).
. Œufs à diapause 25°C.
o Œufs sans diapause 25°C.
+ Œufs sans diapause 19°C.

suit jusqu'au treizième jour, mais la morphologie externe ne subit plus que des modifications de détail. Les yeux augmentent considérablement de volume et on peut déjà déceler un début de pigmentation orange marginale. L'articulation des maxilles et des pattes est beaucoup plus distincte. Chez ces dernières, on discerne facilement les articles suivants : Coxa, trochanter, fémur, tibia, tarse et pièce terminale. Enfin deux nou-

velles structures font leur apparition à partir du treizième jour. Il s'agit de la sub-coxa (articulation des pattes et du thorax) et des stigmates. Ici se termine la première étape du développement — dite *Prédiapause* — des œufs du type univoltin car, après 16, 20 et 60 jours d'incubation à 25°C, *la morphologie externe de l'embryon ne présente plus d'évolution visible.*

Une étude identique a été faite sur des œufs sans diapause incubés soit à 25°C, soit à 19°C. Il apparaît immédiatement que, soumis à une même température d'incubation, les œufs sans diapause se développent plus rapidement que les œufs à diapause. Le ralentissement que présentent ces derniers est de plus en plus accusé au fur et à mesure que l'embryon approche de son entrée en diapause (tableau XIX, p. 170). Ces résultats ressortent parfaitement lorsque l'on donne, de l'évolution sans diapause des œufs placés à 25°C, une représentation linéaire (fig. 13, p. 171). Dans ce cas, le développement des œufs sans diapause incubés à 19°C montre encore une relation linéaire entre la succession des stades morphologiques et leur âge en heures, tandis que l'évolution des œufs à diapause s'écarte nettement de cette relation à partir du stade X. On verra, dans les pages qui suivent, que *la brusque inflexion de la courbe de croissance notée à partir du onzième jour d'incubation à 25°C correspond à un extraordinaire fléchissement de l'activité mitotique des embryons univoltins.*

L'âge du stade I est évalué respectivement à 80 et 90 heures pour les œufs sans diapause et les œufs à diapause. Cela signifie que la rapidité d'évolution des œufs placés à une même température d'incubation est étroitement et précocement associée au type de voltinisme.

IV. — ACTIVITÉ MITOTIQUE

Dans le cadre de cette étude, deux problèmes sont abordés. Il s'agit de préciser le nombre et la distribution des mitoses au sein de l'embryon univoltin, pendant toute la période *Prédiapause*, puis d'évaluer comparativement l'activité mitotique de l'embryon polyvoltin au cours de la même période évolutive.

J'ai donc cherché à dénombrer avec le plus grand soin, les noyaux en voie de division que contiennent des embryons d'âge connu. En fait, pour être précise, cette étude aurait dû comporter également la numération de tous les noyaux contenus sur une même coupe histologique (selon la méthode hématimétrique par exemple) ce qui eût permis d'établir un rapport entre le nombre des noyaux en mitose et le nombre des noyaux quiescents. Mais il est difficile, et quelquefois même impossible, de discerner clairement la limite des noyaux, particulièrement chez les embryons jeunes ou se trouvant proches du stade d'entrée en diapause. Cela explique que les mitoses dont les chromosomes sont nettement individualisés

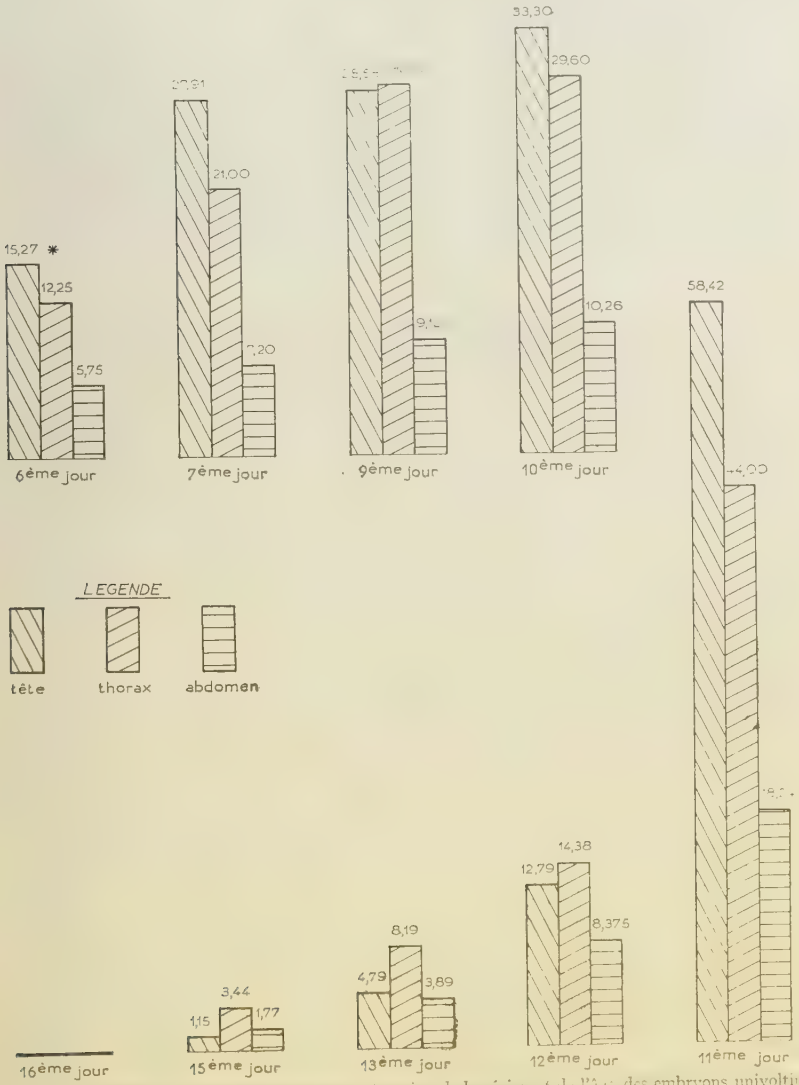


FIG. 14. — Variation de l'activité mitotique en fonction de la région et de l'âge des embryons univoltins.
* Nombre moyen de mitoses par coupe histologique.

sont seules retenues ici. Le dénombrement des divisions nucléaires est opéré toutes les huit coupes, de sorte que trente à cinquante observations sont faites pour chaque embryon. Enfin, dans tous les cas, deux embryons de même âge sont examinés.

L'étude de la distribution des divisions nucléaires chez des embryons

à diapause d'âges différents permet de dégager plusieurs constatations (fig. 14, p. 173), (tableau XX, p. 174).

1. — Le jeune embryon, âgé de 6 jours, présente une distribution spaciale des mitoses assez homogène dans la tête et le thorax. Par contre, l'abdomen se montre relativement pauvre en divisions nucléaires. En fait cela n'a rien de surprenant, si l'on considère le nombre total des noyaux contenus dans chacunes de ces trois régions.

TABLEAU XX

*Répartition de l'activité mitotique au cours de l'*Anatrepsis *observée chez les embryons du type univoltin.*

Région de l'embryon	Age des embryons (en jours)									
	6	7	9	10	11	12	13	15	16	20
Tête	15,27 (1) 22 (2)	27,91 23	28,58 24	33,30 30	58,42 24	12,79 24	4,79 24	1,15 20	0 22	0 24
Thorax	12,25 20	21,00 20	29,00 24	29,00 20	44,00 24	14,38 21	8,19 21	3,44 18	0 22	0 23
Abdomen	5,75 20	7,20 34	9,12 34	10,26 42	18,24 46	8,375 48	3,89 38	1,77 36	0 40	0 41
Moyenne des mitoses	11,22	16,84	20,63	21,98	35,12	10,87	5,24	2,01	0	0
Total des observations	62	77	82	92	94	93	83	74	84	88

2. — A partir du 7e jour d'incubation à 25°C, alors que les lobes céphaliques et optiques d'une part, les appendices thoraciques d'autre part, prennent une importance accrue, on assiste à une extraordinaire multiplication des noyaux qui se solde au onzième jour par 125 mitoses dans une seule coupe histologique exécutées au niveau des lobes optiques et une moyenne de 58,42 mitoses par coupe appartenant à la région céphalique.

3. — L'activité mitotique subit au douzième jour d'incubation à 25°C, une chute brusque et la moyenne générale par coupe tombe de 35,1 à 10,91. Mais la diminution du nombre des mitoses varie différemment, selon les régions considérées, de telle sorte qu'il est possible de *définir un gradient antéro-postérieur de disparition de l'activité mitotique chez l'embryon qui entre en diapause.* C'est ainsi par exemple qu'entre les onzième et douzième jours d'incubation à 25°C, le nombre moyen de mitoses tombe respectivement de 58,42 à 12,79; de 44,00 à 14,38; de 18,24 à 8,375 pour les régions céphalique, thoracique et abdominale. Des constatations analogues peuvent en outre être faites entre les douzième, treizième et quinzième jours d'incubation à 25°C. Ainsi qu'on le voit,

c'est la tête puis le thorax qui présentent la diminution la plus sensible de l'activité mitotique. En ce qui concerne le thorax, il y a lieu de signaler que les dernières mitoses sont décelées au niveau de l'ectoblaste des pattes ce qui confirme les observations relatives à la poursuite de la croissance de ces appendices au-delà du onzième jour.

Enfin, les mitoses ne réapparaissent plus, aussi longtemps que l'embryon se trouve en diapause, contrairement à ce qui est observé chez *Melanoplus differentialis* (Slifer, 1931, Tahmisian H., 1938).

Tableau XXI

*Comparaison de l'activité mitotique pendant l'*Anatrepsis *en fonction du voltinisme.*

Voltinisme des embryons	Age des embryons (en jours)				
	6	7	9	10	11
Univoltin	11,22 (1)	16,84	20,63	21,98	35,12
Polyvoltin	18,54	25,54	31,09	47,54	65,27

(1) Nombre moyen de mitoses par coupe histologique.
(2) Nombre des observations.

L'étude comparative de l'activité mitotique chez les embryons à diapause et les embryons sans diapause corrobore les précédents résultats relatifs à l'influence du voltinisme sur la rapidité du développement. En fait, les différences sont telles — dès le 6e jour d'incubation à 25°C (tableau XXI, p. 175), qu'il n'y a pas lieu de multiplier les observations : les embryons du type polyvoltin du même âge que les embryons univoltins contiennent dans tous les cas observés un nombre de noyaux en mitose nettement plus élevé.

V. — ORGANOGENÈSE INTERNE

Avant d'entreprendre l'étude des phénomènes d'histogenèse particuliers à l'œuf univoltin pendant la période prédiapause, il est nécessaire de décrire au préalable, et avec la plus grande précision, les structures embryonnaires qui existent au moment de l'entrée en diapause.

1. — Structure interne de l'embryon au moment de son entrée en diapause.

Il parait assez difficile, *a priori*, de fixer la date exacte à laquelle la diapause s'installe chez l'œuf du criquet migrateur. On sait en effet que la morphogénèse externe ne progresse plus à partir du treizième jour

d'incubation à 25°C, mais qu'une certaine activité mitotique persiste jusqu'au quinzième jour inclus. Afin de connaître le niveau d'organisation au moment de l'entrée en diapause, j'ai donc procédé à un examen comparé de la morphologie interne d'embryons âgés de 13, 16 et 20 jours.

a) Le plan d'organisation du système nerveux est seulement esquissé.

Le cerveau se décompose en protocerebrum, deutocerebrum, et tritocerebrum.

— Les ébauches protocérébrales, situées de part et d'autre du labre et de l'invagination stomodéale, occupent entièrement les lobes céphaliques. Chaque ébauche peut être subdivisée en trois lobes secondaires. Le premier est le *lobe optique*. Il comprend une masse cellulaire interne ou *ganglion optique*, et un feuillet cellulaire externe pluristratifié appelé *plaque oculaire*. Le second lobe constitue la partie médullaire (ou opticon) des ganglion et nerf optiques. Enfin, le troisième lobe occupe une position médiane dans la région céphalique. C'est lui qui est à l'origine du *lobe protocerebral* proprement dit, qu'on observe chez l'adulte. Les deux régions médianes de ce troisième lobe sont réunies par des commissures transverses supraœsophagiennes, qui se placent en avant et au-dessus du stomodeum (planche I et II).

— Les ébauches deuto et tritocérébrales présentent une structure ganglionnaire. Il n'existe pas de subdivisions secondaires. Le deutocérébrum possède une position préorale tandis que le tritocérébrum se trouve situé au-dessous et en arrière de la bouche.

La chaîne nerveuse se compose d'une série de ganglions dont la distribution répond encore à la métamérisation primitive de l'embryon, soit une paire de ganglions par segment. La masse ganglionnaire, séparée ventralement du tissu dermatogène, est limitée dorsalement par une fine membrane à noyaux ovoïdes. Enfin, si les commissures sont nettement différenciées au sein de chaque ganglion (comme au sein du protocerebrum d'ailleurs), les connectifs par contre sont toujours représentés par de simples amas cellulaires (planche III).

b) Le tube digestif n'est encore constitué que des ébauches stomodéale et proctodéale. Le mésenteron ne se forme que très tardivement, bien après la blastocinèse. L'ectoblaste stomodéal ne montre aucune trace du système nerveux stomatogastrique. La différenciation des tubes de Malpighi à partir du mésoblaste proctodéal n'est pas encore commencée.

c) Le corps sub-œsophagien se présente sous la forme d'une arche qui enjambe le stomodeum. Ses connexions primaires avec les coelomes mandibulaires ont complètement disparu.

d) Bien qu'il n'y ait pas encore de cardioblastes nettement différenciés, pas plus d'ailleurs que de cœur ni de vaisseau dorsal ébauchés, on peut apercevoir dans les régions latéro-dorsales de l'embryon des sinus

sanguins rudimentaires. De plus, des cellules du sang occupent déjà le sinus épineural sans montrer cependant de localisation spéciale.

e) Le système trachéen a fait son apparition sous la forme de dix paires d'invaginations ectodermiques qui constitueront les stigmates et dont la distribution est la suivante : deux paires méso et métathoraciques, une paire sur chacun des huit premiers segments abdominaux.

f) Le tissu adipeux commence à se différencier entre les seizième et vingtième jours, ce qui se traduit par une hypertrophie et une vacuolisation plus ou moins accusée de certaines cellules mésoblastiques des parois latéro-dorsales de l'embryon.

g) Enfin, les cellules germinales ne peuvent être encore observées avec certitude. Cependant, quelques cellules situées dans les parois internes des coelomes abdominaux prennent une coloration plus claire, comme le font les cellules germinales typiques.

A l'exception du tissu adipeux, sur lequel il y aura lieu de revenir dans le chapitre suivant, ces diverses structures sont les mêmes chez les embryons âgés de treize, seize et vingt jours. On peut donc admettre que la diapause s'établit effectivement dès le treizième jour d'incubation à 25°C. L'activité mitotique qu'on observe au-delà de cette date est susceptible d'être assimilée aux phénomènes de *croissance résiduelle* décrits par Charin (1930).

La structure nucléaire des tissus de l'embryon se trouve influencée par l'entrée en diapause. Outre la disparition progressive des mitoses, on observe un affaiblissement des affinités tinctoriales des noyaux dont les contours perdent de leur netteté. Ces particularités ne font d'ailleurs que s'accuser avec la prolongation de la période de diapause.

2. — Différenciation de quelques organes.

Pour atteindre l'organisation qui caractérise le stade d'entrée en diapause, l'embryon univoltin est le siège d'une évolution d'ensemble très voisine de celle que présente normalement l'embryon polyvoltin. Toutefois on peut remarquer quelques différences qui peuvent être associées en première approximation au voltinisme lui-même.

Un premier organe se signale immédiatement par quelques particularités évolutives. Il s'agit du corps sub-œsophagien dont la signification et le rôle restent jusqu'à maintenant sans interprétation satisfaisante.

Il est plus difficile de dégager des différences dans l'évolution de la première paire de pleuropodes. Une attention spéciale leur a cependant été réservée eu égard à leur activité glandulaire qui a été nettement démontrée par E. Slifer (1938), Jones (1950 *a*) et aux modifications structurales que j'ai pu observer chez ces appendices pendant la période de repos obligatoire.

a) Étude du corps sub-œsophagien.

La structure que WHEELER désigne sous le nom du corps sub-œsophagien (1893) correspond à un ensemble de cellules généralement de grande taille et qui se situent dans le segment prémandibulaire de l'embryon de *Xyphidium*. Cette structure a été retrouvée depuis chez les Orthoptères, Isoptères, Rhynchotes, Lépidoptères et Coléoptères, sous la forme d'un organe exclusivement embryonnaire, à l'exception toutefois des grillons et des blattes où elle persiste chez la larve (HEYMONS, 1895) et des termites où elle existe chez les adultes, y compris les individus sexués (HOLMGREN, 1909).

Bien que la majorité des auteurs lui attribue un rôle excréteur, il convient de remarquer, qu'en fait, la nature morphologique et la fonction réelle de cet organe demeurent encore obscures. L'interprétation de ROONWAL, selon laquelle le corps sub-œsophagien jouerait un rôle important dans la blastocinèse ne semble guère résister au raisonnement, comme le constate l'auteur lui-même. En effet, cette structure embryonnaire peut manquer bien qu'il y ait blastocinèse, ou exister chez des embryons n'effectuant aucun déplacement dans l'œuf.

Chez *Locusta migratoria* L. il ne fait aucun doute, en accord avec ROONWAL, que le corps sub-œsophagien a pour origine le mésoblaste dorsal des coelomes mandibulaires. On assiste (soit vers la 104^{e} heure, soit vers la 120^{e} heure, selon qu'il s'agit d'embryons sans diapause et d'embryons à diapause) à une migration des cellules qui, un jour plus tard, sont disposées en un cordon arqué.

En dépit d'une affirmation contraire de GRANDORI (1932) concernant la genèse du corps sub-œsophagien chez le *Bombyx mori*, j'ai pu observer chez *Locusta* des *divisions nucléaires parmi ces cellules migrantes mésoblastiques*, au voisinage même du coelome mandibulaire (fig. 1, planche VI). L'examen des images histologiques à des stades précoces permet en outre d'expliquer la nature plurinucléée des cellules qui composent le corps sub-œsophagien. *Il s'agirait d'une fusion d'« énergides » amenant la formation de territoires cytoplasmiques à plusieurs noyaux, à la manière des structures syncitiales* (fig. 1, 2 et 3, planche VI).

Si l'édification des corps sub-œsophagiens s'effectue de façon semblable, chez les embryons polyvoltins et univoltins, les modifications structurales qui s'installent dans les cellules présentent de nettes différences qui peuvent être rapportées au voltinisme de l'œuf.

1. — Tandis que, chez l'embryon sans diapause, les cellules du corps sub-œsophagien montrent d'abondants grains de sécrétion à partir du sixième jour, l'embryon à diapause présente une activité sécrétrice à partir du dixième jour seulement, et encore, de façon faible et sporadique (fig. 2, 3, 4, et 11, planche VI). Par la suite, les grains de sécrétion

ne cessent de s'accumuler dans les cellules appartenant au biotype polyvoltin, contrairement à ce qui se passe à l'intérieur des cellules du biotype univoltin (fig. 5 à 8 et fig. 12 à 14, planche VI). Chez ce dernier, le cytoplasme est d'aspect granuleux mais ne contient jamais de gros sphérules de sécrétion.

2. — L'examen des noyaux permet en outre de dégager les deux caractères suivants propres aux corps sub-œsophagien des biotypes univoltins.

a) Faible colorabilité due à une grande pauvreté en chromatine.

b) Contours imprécis.

A la suite des différences exposées ci-dessus, la question se pose de savoir si l'activité du corps sub-œsophagien est capable de conditionner l'entrée en diapause, ou si elle n'est que le reflet d'un voltinisme prédéterminé. Les études rapportées dans les deux chapitres suivants, et qui portent sur la période de repos suivie de la reprise du développement révèlent la possibilité d'une relation entre l'activité du corps sub-œsophagien et la diapause. On assiste, en effet, au cours du séjour au froid des œufs univoltins, à l'apparition de grains de sécrétion semblables à ceux qui remplissent les cellules du corps sub-œsophagien d'embryons polyvoltins âgés de huit jours. Dans le cas de reprise incomplète du développement, les cellules de cet organe possèdent de grandes vacuoles, mais sont absolument dépourvues de tels grains de sécrétions. Il semble alors que la réactivation effective des embryons en diapause puisse être associée à l'apparition de ces formations d'origine sécrétoire. En outre, il est montré que des incubations prolongées à 25°C ou à 33°C ont pour conséquence une élimination difficile de l'état de diapause. Or, l'examen des préparations histologiques permet de déceler d'importantes altérations au sein des cellules du corps sub-œsophagien.

Ces diverses constatations sont évidemment insuffisantes pour donner une solution au problème qui se pose ici. Il est cependant possible qu'elle puisse être dégagée de l'étude cytologique que je poursuis actuellement, mais qui n'est encore qu'à ses débuts.

b) Étude des pleuropodes du premier segment abdominal.

Selon la majorité des auteurs, les pleuropodes sont probablement un organe à fonction glandulaire et on peut admettre, chez l'embryon de *Locusta*, [1] qu'ils fournissent une enzyme d'éclosion au même titre que chez *Melanoplus differentialis* (SLIFER, 1938). Le fait que leur taille maximum soit atteinte au moment de la blastocinèse (ROONWAL, 1937) m'a fait supposer une relation possible entre leur activité et l'entrée en

[1] Une telle relation entre l'activité glandulaire du pleuropode, et l'éclosion de la jeune larve de *Locusta migratoria* et de *Locustana pardalina* vient d'être expérimentalement démontrée par JONES (1956).

diapause. Aussi, avant d'entreprendre tout travail expérimental dans ce sens, il m'est apparu comme une nécessité de comparer l'évolution des pleuropodes chez les embryons des deux types au cours de l'*Anatrepsis*.

Les pleuropodes font leur première apparition sous la forme de deux évaginations ectoblastiques à la manière de la poussée des pattes thoraciques dont ils sont les homologues abdominaux. Ils prennent bientôt une forme en selle avec un pédoncule qui rattache leur partie élargie au premier segment abdominal.

Les noyaux situés dans la partie en forme de selle sont nettement hypertrophiés par rapport aux noyaux de l'ectoblaste voisin, et présentent une coloration bien moins accusée (planche VII). Cette diminution d'affinité tinctoriale envers l'hématoxyline et la réaction nucléale de Feulgen est d'ailleurs beaucoup plus accusée chez l'embryon univoltin que chez l'embryon polyvoltin. Par ailleurs, les pleuropodes des embryons à diapause montrent à un stade relativement jeune une vacuolisation qui leur est propre (12e jour) et qui devient d'autant plus importante que la période de repos obligatoire se prolonge (planche VII, fig. 6 à 9 et chap. IV).

VI. — INTENSITÉ DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES

Du nombre considérable de travaux [1] relatifs au métabolisme respiratoire des insectes univoltins, il peut être déduit, de façon formelle, que l'entrée en diapause se solde invariablement par une énorme et brusque diminution des besoins en oxygène. Mais il faut chercher ce qui se passe avant que l'œuf entre dans cette période de suspension évolutive, et déterminer s'il existe des différences importantes entre le métabolisme des individus caractérisés par un voltinisme distinct, pendant la période de développement actif de Prédiapause.

Les résultats obtenus dans l'étude comparée de la morphogénèse, de l'organogénèse et de l'activité mitotique conduisent tous à une même conclusion. Il existe un net retard dans les phénomènes embryologiques qui peut être considéré, soit comme un précurseur de la diapause, soit comme une manifestation primaire de la diapause. Il reste alors à préciser si le métabolisme est pareillement influencé par le voltinisme de l'œuf. Ce problème a été envisagé ici, sous le seul aspect des consommations d'oxygène. Mais des expériences en cours ont pour but de préciser la valeur des quotients respiratoires et l'activité de divers enzymes.

Il n'y a pas lieu de discuter outre mesure la forme même de la courbe représentative des besoins en oxygène des œufs à diapause (fig. 15, p. 181) puisqu'elle est conforme aux résultats donnés par les auteurs qui ont

[1] Il ne saurait être question de rapporter ici l'ensemble de la bibliographie concernant cet important sujet, d'autant plus que dans une récente monographie LEES en donne une énumération très complète (1955).

expérimenté dans ce domaine (Bodine, 1923-1929, Ashber, 1930-1932. Boell, 1935 etc.).

Par contre, il y a lieu de faire plusieurs constatations, si l'on se réfère aux conclusions déjà formulées dans les précédents paragraphes.

1. — L'activité respiratoire maximum est atteinte dès le onzième

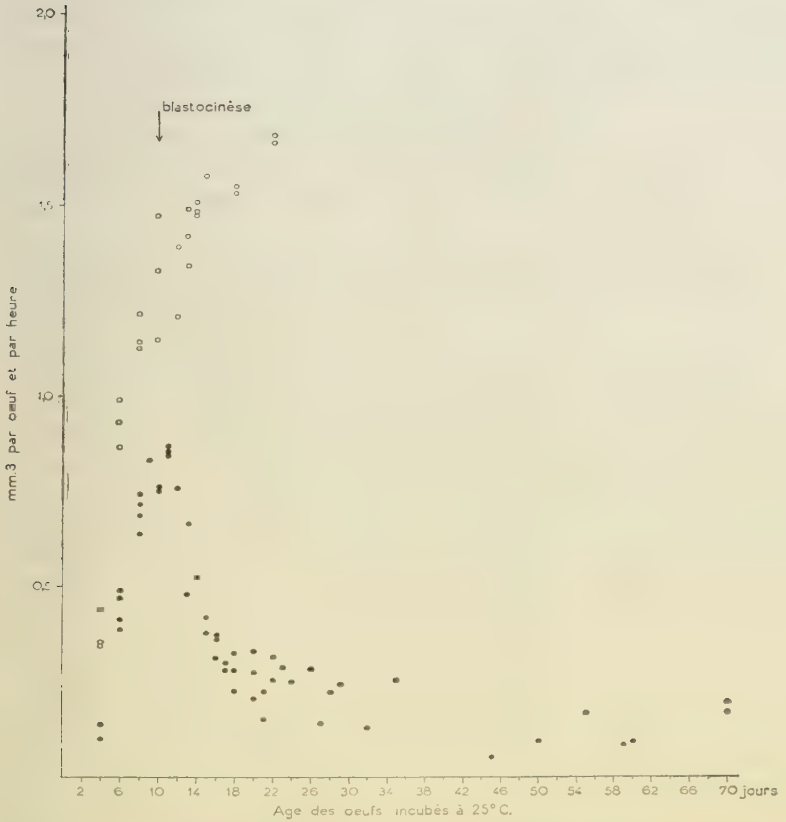


Fig. 15. — Volumes d'oxygène consommés par des œufs sans diapause (o) et par des œufs à diapause (●) placés dans des conditions identiques d'incubation. Le phénomène de blastocinèse observé dans la série des œufs sans diapause ne constitue ici, qu'un point de repère du développement embryonnaire.

jour d'incubation à 25°C. date à laquelle l'embryon présente le plus grand nombre de mitoses.

2. — Dans les jours qui suivent, la consommation en oxygène décroît de façon sensible, mais la chute aperçue dans les échanges gazeux est loin d'être aussi accusée que celle qui est particulière à l'activité mitotique.

3. — Tandis que l'inertie embryonnaire est complète à partir du seizième jour d'incubation à 25°C, les besoins en oxygène de l'œuf sont encore de 0,3535 mm³ par heure, soit un peu moins de la moitié des besoins maxima de l'embryon. C'est seulement à partir du quarante-cinquième jour que les échanges gazeux atteignent leur valeur minimum. Par la suite, l'embryon en diapause maintenu à 25°C, présente une faible respiration. Elle peut être estimée à 0,14 mm³ par heure et ne représente plus que 16 p. 100 de la consommation maximum d'oxygène notée au cours du onzième jour.

Tableau XXII

Consommations d'oxygène comparées des œufs univoltins et des œufs polyvoltins placés à 25°C immédiatement après la ponte en mm³ par heure et par œuf).

Age des œufs	Œufs sans diapause			Œufs à diapause			Rapport $\frac{D.}{S.D.}$ (1)
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	
4 jours.....	0,443	0,347	0,352	0,0987	0,1382		0,311
6.....	0,9266	0,9885	0,8663	0,4031	0,4144	0,4909	0,480
8.....	1,2145	1,1274	1,1418	0,7191	0,6912	0,6871	0,602
10.....	1,3307	1,1515	1,475	0,7606		0,7543	0,574
11.....				0,8574	0,8709	0,8527	
12.....	1,3911	1,2148		0,7581			0,582
13.....	1,4216	1,3456	1,4924	0,4848		0,6667	0,405
14.....	1,4816	1,4852	1,5114		0,5276		0,353
15.....	1,5776			0,3818		0,4182	0,253
16.....				0,3154	0,3743	0,3709	
17.....				0,3016		0,2810	
18.....	1,551	1,5375		0,2842	0,2261	0,3284	0,180
20.....				0,2760	0,2129	0,3306	
22.....	1,668	1,688		0,2283	0,2040	0,3147	0,148

(1) D. = Valeur moyenne des consommations d'oxygène pour un œuf à diapause.
S. D. = Valeur moyenne des consommations d'oxygène pour un œuf sans diapause.

Enfin, la comparaison entre les besoins en oxygène propres aux œufs à diapause et aux œufs sans diapause conduit aux conclusions suivantes :

1. — Dès le quatrième jour d'incubation à 25°C (alors que l'œuf sans diapause n'a encore parcouru que le sixième de son développement total), la ségrégation des deux biotypes est des plus nettes. L'œuf à

diapause utilise, à cet âge, moins du tiers de l'oxygène nécessaire à l'œuf sans diapause (tableau XXII, p. 182).

2. — Entre les cinquième et onzième jours, les différences, bien que moins accusées, n'en restent pas moins importantes.

3. — Pour des stades embryologiques identiques, l'œuf à diapause consomme toujours moins d'oxygène que l'œuf sans diapause. Comme il a été précédemment montré que l'activité mitotique (tableau XX, p. 174) est assez voisine chez les deux catégories d'œufs *parvenus à un même stade évolutif (tableau XIX, p. 170), il faut admettre qu'en dépit d'une organogénèse semblable, les processus métaboliques diffèrent fondamentalement selon le type même du voltinisme.*

VII. — ÉVOLUTION PONDÉRALE

Les œufs de diverses espèces d'insectes empruntent au milieu ambiant une certaine quantité d'eau, ce qui a pour résultat une augmentation de leurs poids et volume.

Cette constatation faite dès 1740 par Reaumur puis par Raspail en 1896 a été retrouvée de nombreuses fois depuis. Les croissances pondérale et volumétrique peuvent cependant présenter deux types de phénomènes associés semble-t-il à la texture initiale du vitellus des œufs ; ou bien comme cela est observé chez *Notostira erratica* (*Hemiptera capsidae*), l'accroissement de volume est directement proportionnel à l'accroissement de poids, et dans ce cas, le poids spécifique demeure inchangé au cours de l'évolution embryonnaire (Johnson, 1937) ou bien, à l'image de *Melanoplus differentialis*, la densité des œufs diminue graduellement pendant tout le développement indiquant ainsi que l'augmentation de volume est supérieure à l'augmentation de poids (Bodine et Robbie, 1943). La pénétration de l'eau peut s'effectuer soit à travers toute la membrane cuticulaire, soit dans des régions spécialisées telles : la partie supérieure du pôle postérieur de l'œuf de *Culex* (Christophers S. R., 1945), l' « organe dorsal » à procès filamenteux des Collemboles et en particulier du *Campodea* (Tiegs O. W., 1942), le « grumulus » de *Pteronarcys* (Miller, 1940), l'hydropyle des orthoptères (Slifer, 1938-1940, Salt, 1949, Matthee, 1951, etc.). Le phénomène de l'absorption de l'eau et le métabolisme général de l'œuf sont intimement liés de telle sorte que, par exemple, toute insuffisance de l'humidité ambiante a pour conséquence, soit un ralentissement, soit un arrêt total de l'embryogénèse. C'est ce qui est observé chez *Sitona* en particulier, dont la durée d'incubation peut être de dix jours et demi ou de 21 jours lorsque l'humidité relative passe de 100 p. 100 à 62 p. 100. De plus, au-dessous de 62 p. 100, l'œuf arrête de se développer jusqu'à ce que le degré hygrométrique soit à nouveau favorable (Andersen 1930). Comme la même sensibilité des

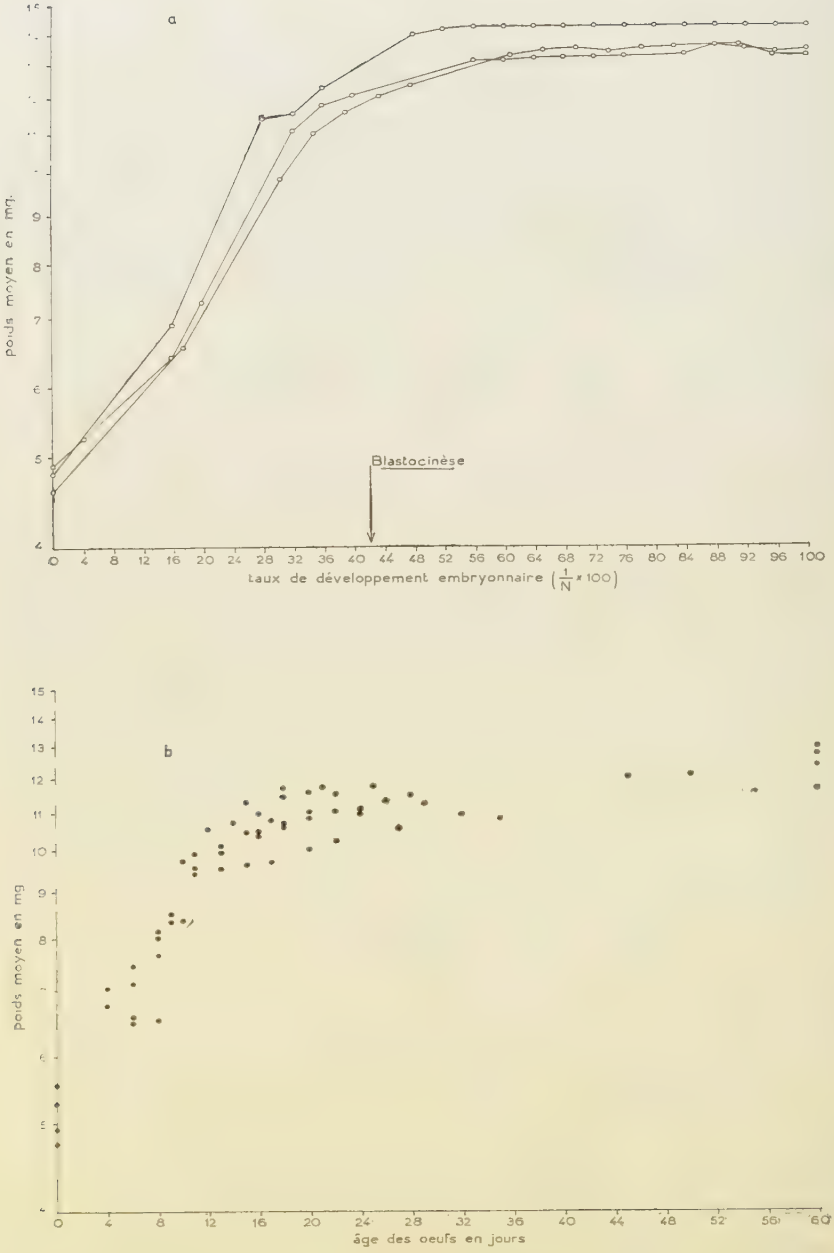


FIG. 16. — Représentation graphique de la croissance pondérale des œufs sans diapause (*a*) et des œufs à diapause (*b*) incubés à 25°C (coordonnées semi-logarithmiques).

œufs se retrouve chez tous les orthoptères à l'exception de *Tmethis pulchripennis asiaticus* UV. (Shulov, 1951) dont le développement s'effectue sans aucun apport d'eau de la part du milieu extérieur de

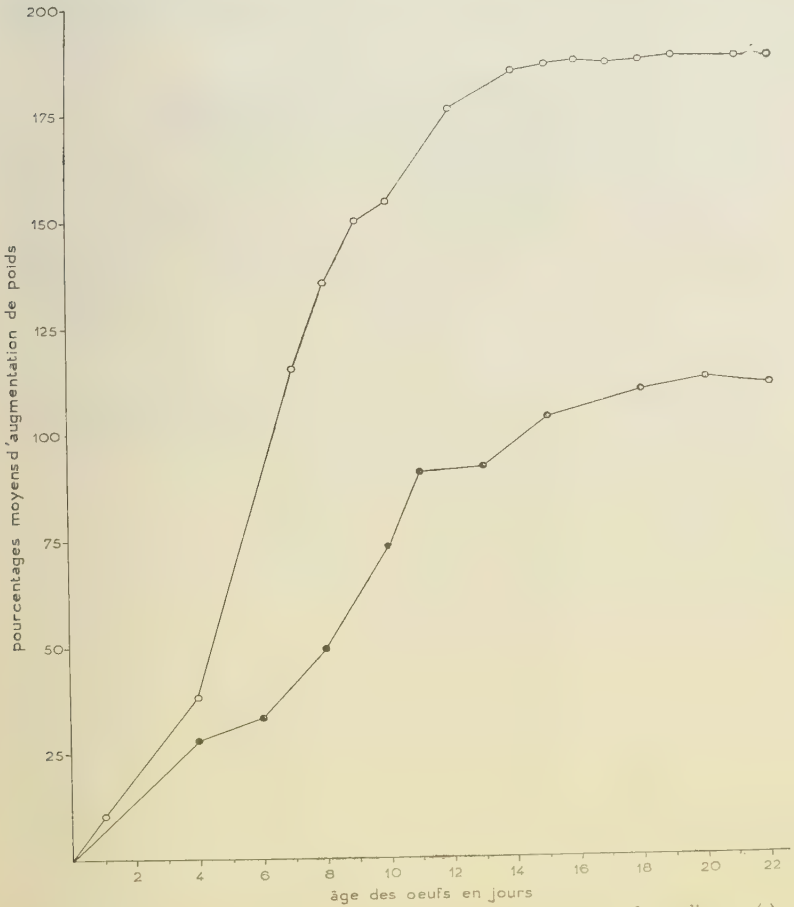


Fig. 17. — Comparaison graphique de la croissance pondérale moyenne des œufs sans diapause (o) et des œufs à diapause (●) incubés à 25°C.

l'œuf, j'ai été amené à suivre la croissance pondérale des œufs de criquet en fonction de leur voltinisme.

On sait déjà que l'œuf sans diapause de *L. m. migratorioides* augmente de poids pendant tout son développement, et que cette croissance pondérale est essentiellement due à son hydratation aux dépens du milieu ambiant (Roonwal, 1936). La teneur en eau, voisine de 50 p. 100 au

moment de la ponte, atteint 77,79 p. 100 juste avant que se déroule la blastocinèse, et 86,36 p. 100 à l'éclosion.

L'œuf de *L. m. cinerascens* — pareillement sans diapause — augmente de poids de façon semblable, mais en multipliant le nombre des pesées, les faits suivants ont pu être établis (tableau XXIII, p. 186, fig. 16, p. 184).

TABLEAU XXIII

Croissance pondérale des œufs sans diapause au cours de la totalité du développement.

Age en jours	Poids en mg			% cumulés d'augmentation de poids			Moyennes	
							Poids	% d'augmentation
0	4,9	4,8	4,6	00	00	00	4,76	0
1	5,24		5,24	6,9		13,9	5,24	10,4
4	6,36	6,90	6,54	29,8	43,7	41,9	6,59	38,4
7		10,40	9,86		116,8	114,3	10,13	115,5
8	11,09	11,55	11,03	126,3	140,6	139,8	11,22	135,5
9	11,78	12,32	11,64	140,4	156,7	153,1	11,91	150,0
10	12,09		12,07	146,7		162,4	12,08	154,5
12	12,80	14,00		161,2	191,6		13,4	176,4
14	13,17	14,30	13,31	168,7	197,9	189,3	13,59	185,3
15	13,16	14,30	13,50	168,7	197,9	193,5	13,65	186,7
16	13,22	14,30	13,55	169,8	—	194,7	13,69	187,4
17	13,25	14,30	13,45	170,4	—	192,3	13,66	186,8
18	13,26	14,30	13,55	170,4	—	194,7	13,70	187,6
19	13,32	14,30	13,60	171,8	—	195,6	13,74	188,4
21	13,35	14,30	13,64	172,4	—	195,6	13,76	188,6
22	13,64	14,30	13,33	178,3	—	189,7	13,75	188,6
23	13,55	14,30	13,33	176,5	—	189,7	13,72	188
24	13,40	14,30		173,4	—		13,85	185,6
25	13,50	14,30		175,5	—		13,90	186,7

1. — La croissance pondérale est remarquablement faible au cours des quatre premiers jours d'incubation à 25°C. Elle représente seulement 38,4 p. 100 du poids initial de l'œuf au moment de la ponte. Ce résultat confirme de précédentes constatations faites par SALT (1949 *b*), RUTH LOUIS M. et EDWIN R. WILLIS (1955), etc.

2. — Au cours des 4 jours qui suivent, l'œuf croit considérablement, et son poids moyen passe de 6 mg 59 à 11, 22 mg. Ce faisant, le taux d'augmentation du poids initial est alors de 135 p. 100.

3. — Après la blastocinèse, la pénétration de l'eau est si faible que l'œuf peut alors se développer dans de l'huile de paraffine (ce qu'il était incapable de faire antérieurement), c'est-à-dire en milieu parfaitement anhydre.

La croissance pondérale de l'œuf *L. m. gallica* — univoltin — se fait de façon assez différente. D'une part, son taux d'augmentation est nettement inférieur à celui que présente l'œuf polyvoltin (tableaux XXIV et XXV, p. 188, et fig. 17, p. 185). D'autre part, l'œuf à diapause âgé de 11 jours, homologue comme on le sait de l'œuf sans diapause âgé d'un peu plus de 8 jours et qui, lui, augmente de 135.5 p. 100, n'a subi qu'une augmentation de poids égale au deux tiers de ce dernier. Il y aurait ainsi parallélisme entre hydratation et consommation d'oxygène.

TABLEAU XXIV

*Croissance pondérale des œufs à diapause au cours de l'*Anatrepsis.

Age en jours	Poids en mg				% cumulés d'augmentation de poids				Moyennes	
									Poids	% augm.
0 ...	5,5	5,25	4,92	4,95	0	0	0	0	5,15	0
4 ...	7,04	6,74			28,0	28,3			6,89	28,15
6 ...	7,44	7,114	6,44	6,54	35,2	35,5	30,8	32,1	6,88	33,4
8 ...	8,13	7,67	6,99	8,01	47,8	46,0	42,0	61,8	7,70	49,4
10 ...	9,73		8,36		76,9		69,9		9,04	73,4
11 ...		9,90	9,40	9,59		88,5	91	93,7	9,63	91
13 ...	10,53	10,10	9,50	9,54	91,4	92,3	93	92,7	9,92	92,3
15 ...	11,27	10,73	9,63	10,35	104,9	104,3	95,7	109,1	10,49	103,7
18 ...	11,42	11,67	9,70	10,61	107,6	122,2	97,1	114,3	10,85	110,3
20 ...	11,54	11,69	10,00	10,72	109,8	122,6	103,2	116,5	10,98	113
22 ...	11,47		10,21	10,79	108,5		107,5	117,9	10,82	111,3

Comme SLIFER (1946-1948) accorde aux phénomènes d'hydratation un rôle essentiel dans le déterminisme du voltinisme de *Melanoplus differentialis*, j'ai cherché à vérifier si une relation semblable peut être envisagée pour l'œuf du criquet migrateur univoltin. L'expérimentation en deux temps de SLIFER a donc été essayée. L'œuf est successivement immergé dans le Xylol, puis après séchage, dans l'eau. La première im-

mersion est destinée à dissoudre les cires qui s'opposent au passage de l'eau à travers la région hydropylaire ; la seconde permet une hydratation rapide de l'œuf (E. SLIFER, 1946).

Cette expérimentation ne provoque jamais la reprise du développement de l'œuf de criquet âgé de moins de soixante jours. Il faut en effet que l'œuf ait atteint un certain stade de réactivabilité (chap. II) pour que la double immersion dans le xylol puis dans l'eau permette d'obtenir quelques exemplaires réactivés (LE BERRE, 1953). Dans ce cas, la méthode de SLIFER ne fait que remplacer l'action catalytique du froid, mais elle ne paraît pas influencer l'hydratation de l'œuf comme on le verra dans le chapitre V.

TABLEAU XXV

Comparaison de la croissance des œufs appartenant aux types univoltins et polyvoltins.

Age en jours	Poids moyen		% moyen d'augmentation		% moyens cumulés	
	S. D.	D.	S. D.	D.	S. D.	D.
0.....	4,76	5,15				
4.....	6,59	6,89	38,40	28,15	38,40	28,15
8.....	11,22	7,70	97,10	21,25	135,50	49,40
10.....	12,08	9,04	19,00	24,00	154,50	73,40
15.....	13,65	10,49	32,20	30,30	186,70	103,70
18.....	13,70	10,85	0,90	6,60	187,60	110,30
22.....	13,75	10,82	1,00	1,00	188,60	111,30

Enfin, il est évidemment possible d'empêcher l'œuf polyvoltin de se développer en maintenant ce dernier dans un milieu pauvre en eau. Mais, à l'image de l'œuf du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* FORSK. l'état de repos disparaît dès que l'humidité ambiante redevient suffisante.

A défaut d'informations complémentaires, il me paraît judicieux de regarder la faible augmentation de poids des œufs univoltins de *L. migratoria* comme une conséquence et non une cause de la diapause.

La forme des courbes (fig. 17, p. 185) aussi bien que la nature du phénomène suggèrent l'ajustement à une courbe logistique d'équation $y = \frac{k}{1 + be^{ax}}$ (1). Cependant, les essais montrent une disjonction sys-

(1) y = poids observé pour un âge donné x.
k, a et b sont des constantes.
k = valeur maximum vers laquelle tend la courbe.
(a) indique la position relative de l'origine de la courbe sur l'axe des abscisses.
(b) représente l'augmentation de poids en fonction de l'âge et détermine par conséquent la pente de la courbe.

tématique entre les courbes ajustées et observées, particulièrement dans le cas des œufs à diapause. Un étude en cours a pour objet d'interpréter cet écart avec l'hypothèse de la loi logistique, et à trouver la forme mathématique de la croissance pondérale des œufs durant leur évolution.

VII. — CONCLUSIONS

La comparaison des phénomènes d'embryogénèse, établie en fonction du voltinisme de l'œuf de *L. migratoria*, met en lumière quelques faits précis relatifs au développement de *prédiapause*.

1. — L'activité embryogène de l'œuf à diapause est nettement inférieure à ce qu'elle est chez l'œuf sans diapause. Cette remarque générale intéresse à la fois les processus de morphogénèse, d'histogénèse et de croissance, ainsi que les phénomènes respiratoires. Mais la question se pose de savoir si le ralentissement du développement est cause de la diapause (comme le suggèrent G. Cousin, 1932, Knocke, 1932, Tuleschov, 1935, Mellanby, 1938) ou s'il n'est qu'un des multiples reflets du phénomène (ainsi que le pensent Siegler et Simanton, 1915, Dickson, 1949) [1]. Dans le cas du criquet migrateur, on peut déduire des résultats relatifs aux vitesses de développement des œufs issus de croisements entre individus univoltins et individus polyvoltins (chap. I), que la rapidité de l'évolution embryonnaire est étroitement associée à la constitution héréditaire des individus. C'est une conclusion analogue que formule Arbuthnot (1944) à la suite de ses études sur différentes lignées univoltines, polyvoltines et hétérozygotes de *Pyrausta nubilalis*.

2. — L'arrêt de développement n'est pas immédiat. Il succède à un ralentissement plus ou moins accusé de tous les processus embryogéniques. La principale notion qui se dégage de cette étude réside dans *le gradient antéro-postérieur* d'entrée en diapause. Tout se passe comme si l'activité mitotique se trouvait placée sous le contrôle d'une substance qui diffuserait d'un organe situé dans la région antérieure de l'embryon. Il reste alors à préciser la nature de l'organe.

a) Il paraît difficile d'attribuer aux *corpora allata* comme aux *corpora cardiaca*, un rôle immédiat dans le déterminisme physiologique de la diapause chez l'œuf du criquet migrateur. Ces deux glandes endocrines se différencient après la blastocinèse seulement, c'est-à-dire lorsque l'embryon à diapause a repris son développement depuis six à huit jours à 25°C.

[1] Andrewartha (1952) admet que, dans la nature, tous les cas sont possibles et qu'une généralisation faite dans un sens ou dans un autre serait prématurée : «... The correlation between rate of development and diapause is clear enough, but, it is not clear which is cause and which is effect ; or there may be no causal relationship, both diapause and the tardy development being due to some unknown third factor. Sometime the third factor appears to be of the environment, for example temperature and food ».

b) Les cellules neurosécrétrices, dont le rôle sur la réactivation des insectes en diapause a été clairement mis en évidence par WILLIAMS et ses élèves, ne paraissent pas encore différenciées. Je n'ai pu, à aucun moment du développement de prédiapause et de diapause, effectuer un repérage certain de ces cellules, qui n'ont en outre jamais été signalées à un stade évolutif aussi jeune. Il est donc difficile de les rendre responsables du voltinisme de l'œuf.

c) Le corps sub-œsophagien présente une nature excrétrice — ou sécrétrice — qui peut faire de lui un nouvel organe à caractère endocrine. Or, l'examen histologique des cellules du corps sub-œsophagien montre une incontestable corrélation entre l'activité sécrétrice de celles-ci et le voltinisme de l'embryon. Il reste évidemment à préciser le sens de la corrélation. C'est ce que se propose d'éclaircir une étude expérimentale en cours.

3. — L'étude du niveau d'organisation atteint par l'embryon lors de son entrée en diapause, permet de dégager un certain nombre de particularités :

a) Après dix jours d'incubation à 25°C l'embryon à diapause possède une morphologie externe et interne semblable à celle d'un embryon sans diapause âgé de huit jours.

b) Dans les trois jours qui suivent, les phénomènes d'organogénèse ralentissent considérablement, mais de façon variable selon la nature des structures embryonnaires. L'aspect extérieur de l'embryon à diapause ne subit plus de changement, à l'exception des ébauches oculaires qui se chargent de pigment, des pattes à la base desquelles la sub-coxa fait son apparition, et des stigmates qui commencent à apparaître.

c) Une légère prolongation de l'incubation initiale à 25°C déclenche un début de pigmentation des ébauches pleurales de l'abdomen et du thorax et la différenciation de cellules adipeuses, et peut-être même des cellules germinales. Par contre le système nerveux dans son ensemble (cerveau et chaîne ganglionnaire ventrale, système stomatogastrique), les cardioblastes, le mésoderme splanchnique ne sont le siège d'aucune évolution visible.

4. — L'embryon à diapause présente à partir du treizième jour d'incubation à 25°C *une dissociation des processus morphogéniques* normalement solidaires chez l'embryon sans diapause.

L'inhibition de l'activité embryonnaire adopte des voies différentes selon les organes et le tissu, à moins qu'il s'agisse seulement *d'une réponse liminaire* spécifique de ceux-ci vis-à-vis d'un même stimulus. Les embryons à diapause, âgés de seize à vingt jours, possèdent des structures externes et internes qui leur sont propres, et qui ne peuvent plus être assimilées, pour le moment du moins, aux structures correspondantes des embryons sans diapause. Cependant, de telles structures, pour aussi

particulières qu'elles soient, ne sont pas encore aberrantes, puisque, lors de la reprise du développement, elles évoluent normalement. On sait d'ailleurs, qu'il faut attendre que l'incubation initiale à 25°C atteigne soixante jours pour que l'état de diapause puisse être éliminé de façon satisfaisante.

5. — En se référant aux conclusions formulées par Charin (1930), Fisher et Gottschenski (1939), Stern (1940) on peut admettre que l'embryon en diapause présente une *activité mitotique résiduelle*, suivie d'une *activité résiduelle sans croissance apparente*, de certains tissus.

Chapitre IV

ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE AU COURS DE LA DIAPAUSE

I. — INTRODUCTION

Après être effectivement entré en diapause l'œuf du Criquet migrateur univoltin *L. m. gallica* doit demeurer un certain temps à 25°C par exemple, puis être placé à 8°C pendant au moins deux mois avant qu'il recouvre tout son potentiel évolutif (p. 143). Or, l'étude des modalités de la réactivation a montré d'une part, que la période de repos obligatoire est caractérisée par un ensemble de modifications intéressant l'œuf dans sa totalité, d'autre part que l'élimination de la diapause est obtenue avec plus ou moins de facilité selon les conditions thermiques adoptées. Cependant aucune observation faite sur la morphologie de l'embryon ne permet de discerner un changement quelconque, soit dans sa position dans l'œuf, soit dans sa structure externe.

Si l'on se réfère alors aux travaux concernant le métabolisme de l'Insecte pendant la diapause, il apparaît que les résultats acquis dans ce domaine par Bodine et son école, Cousin, Agrell, etc., ne signalent jamais l'existence de modifications physiologiques pendant la diapause. Les changements observés intéressent toujours soit l'entrée en diapause, soit la reprise du développement.

Par ailleurs les modifications histologiques associées, le cas échéant, à la diapause, n'ont encore été que trop peu étudiées pour qu'une interprétation générale puisse être donnée. Il y a lieu cependant de signaler que, dès 1932, G. Cousin observe chez *Lucilia* des différences nettes entre le tissu adipeux des larves normales et celui des larves chez lesquelles une diapause durable avait été introduite expérimentalement. « ... Au cours de la diapause, le tissu adipeux, plus foncé que celui des larves normales, devient d'un volume de plus en plus réduit. Les contours des cellules s'estompent, le noyau est de moins en moins visible, les granules graisseux sont indistincts... » (p. 212).

C'est encore au sein du tissu adipeux des insectes que successivement Busnel (1939), Lartchenko (1937, 1950), Solodovnikovoï (1950) et Kouznietsova (1955) notent des transformations liées, en première approximation, à la diapause.

Chez les Anophèles, les *corpora allata* peuvent également subir

des modifications de structure en relation avec l'existence d'une période de repos obligatoire (DETINOVA, 1945) et il semble en aller de même pour le Doryphore adulte (de WILDE, 1954).

Enfin, les ovaires ne sont pas totalement dénués de tout développement pendant que l'Insecte est à l'état de repos. Les ovocytes peuvent être en effet le siège d'une croissance plus ou moins irrégulière suivie de dégénérescence comme l'ont montré JOLY (1945 *a*), de WILDE (1951), JOURDHEUIL (1955).

A la suite de l'entrée en diapause du criquet migrateur la question se pose de savoir ce qu'il advient de l'œuf, et de l'embryon pendant la période de suspension évolutive. J'ai donc procédé à quelques mesures pondérales et de microrespirométrie afin de donner une estimation du métabolisme au cours de la diapause. Par ailleurs de nombreuses préparations histologiques ont été effectuées en vue d'observer les structures embryonnaires contenues dans les œufs soumis aux divers traitements thermiques précédemment décrits.

II. — POIDS DES ŒUFS PENDANT LA PÉRIODE DE DIAPAUSE

L'œuf en diapause est l'objet d'une augmentation de poids, aussi longtemps qu'il est exposé à une température supérieure au zéro de développement. Par exemple le poids moyen unitaire n'est encore que de 10,98 mg au vingtième jour d'incubation à 25°C mais il peut atteindre près de 20 mg au 130e jour (tableau XXVI, p. 193).

TABLEAU XXVI

Croissance pondérale des œufs pendant la diapause.

Age en jours	Poids unitaire en mg par lots de 50 œufs			Poids unitaire moyen	% moyen d'augmentation de poids
	1	2	3		
20	11,54	10,72	11,69	11,32	116,86
30	11,99	11,14	12,22	11,78	125,67
45	12,10	12,10	12,50	12,23	134,29
60	12,56	12,96	13,45	12,99	148,85
70	13,53	14,14	14,38	14,03	168,77
80	13,83	14,71	14,80	14,45	176,82
90	13,80	15,30	15,74	14,95	183,39
100	14,35	16,40	17,74	16,16	209,58
130	16,14	17,78	19,76	17,89	242,72

La croissance pondérale reste, en outre, sous la dépendance directe de la température de l'incubation initiale. Les œufs exposés pendant 60 jours à 18°, 21°, 25° et 33°C pèsent respectivement 11, 11,5, 12,99 et 14,63 mg.

Si l'on admet avec Roonwal (1936) que la croissance de l'œuf du criquet migrateur est due essentiellement à un enrichissement en eau, il peut être conclu que le taux d'hydratation propre à l'œuf polyvoltin âgé de huit jours est atteint à partir du 45e jour seulement par l'œuf univoltin.

Tableau XXVII

Variations de poids des œufs placés à 8°C après avoir été incubés à 25°C pendant 60 jours.

Durée du séjour à 8°C	Répétitions			Poids unitaire moyen
	1	2	3	
0 jour	12,40	12,76	13,05	12,74
20 —	12,45	12,65	13,15	12,74
40 —	12,72	12,76	12,98	12,82
60 —	12,60	12,50	13,01	12,70
75 —	12,68	12,47	13,07	12,74

Cette étude est évidemment fort incomplète, car elle ne précise ni les caractères de perméabilité, ni le pouvoir d'hydratation du protoplasme, ni l'importance de l'eau liée des œufs univoltins et polyvoltins. Elle suffit néanmoins à montrer qu'il n'y a pas de relation étroite entre l'hydratation et le degré de réactivabilité atteint par l'œuf univoltin. Cette question est traitée plus amplement dans le chapitre suivant.

Placé à 8°C, l'œuf ne subit plus d'augmentation de poids. Les quelques variations qui sont observées, peuvent être rapportées à la méthode opératoire (tableau XXVII, p. 194). Les œufs, au terme de leur séjour à basse température, sont donc prêts à aborder les processus de la reprise de développement avec une teneur en eau inchangée.

III. — CONSOMMATIONS D'OXYGÈNE PENDANT LA DIAPAUSE

Il a déjà été précisé, dans les pages précédentes, que l'embryon de type univoltin montre une nette diminution de ses besoins en oxygène à partir du onzième jour d'incubation à 25°C. Les mesures exécutées au microrespiromètre jusqu'au soixantième jour (tableau XXVIII, p. 195)

indiquent que la consommation d'oxygène diminue graduellement jusqu'au 45e jour et se stabilise ensuite autour de 0,1 400 mm³ (par heure et par œuf). Une expérimentation parallèle, faite dans le cas d'une incubation initiale à 33°C, montre que l'œuf en diapause utilise deux fois plus d'oxygène à cette température qu'à 25°C. Ainsi, le volume des échanges respiratoires reste étroitement associé à la température d'incubation, même lorsque l'œuf est entré dans sa période de suspension évolutive. Cette remarque peut expliquer, dans une certaine mesure au moins, que l'importance des altérations structurales observées au sein des tissus embryonnaires (p. 195 et suiv.) soit fonction de la température ainsi que de la durée de l'incubation initiale.

Enfin, aucun des essais effectués à 8°C n'a permis de mettre en évidence une absorption d'oxygène aussi faible soit-elle.

En conséquence, on peut conclure qu'il n'y a d'activité respiratoire mesurable qu'aux températures supérieures au zéro de développement.

Cependant, des expériences complémentaires sont nécessaires, si l'on se réfère aux résultats obtenus par AGRELL (1947) sur les *chrysalides en diapause de Phalera bucephala*. Cet auteur remarque en effet que les phénomènes respiratoires *sont qualitativement et quantitativement affectés par le stade de développement de la chrysalide en diapause, et par les conditions thermiques ambiantes.*

TABLEAU XXVIII

Consommation d'oxygène des œufs en diapause maintenus à 25°C.

	Quantité d'oxygène consommé par heure et par œuf pendant la Diapause				Consommation
Age en jours	I	II	III	IV	moyenne
—	—	—	—	—	
22 jours	0,2283	0,1508	0,3147	0,2573	0,2378
30 jours	0,2559	0,0716	0,2483	0,2250	0,2002
45 jours	0,0962	0,0532	0,2582	0,1740	0,1454
60 jours	0,1337	0,0895	0,1705	0,1988	0,1481

IV. — MODIFICATIONS HISTOLOGIQUES QUI APPARAISSENT PENDANT LA PÉRIODE DE DIAPAUSE

Les observations effectuées sur des œufs respectivement incubés pendant 13, 16 et 20 jours à 25°C indiquent un arrêt quasi-total de toute histogénèse au sein de l'embryon. Cependant, en vertu du ralentissement considérable des processus métaboliques, les modifications structurales susceptibles de se produire au cours de la diapause peuvent exiger des délais relativement longs pour s'exprimer clairement. Les études histologiques ont donc été conduites sur des œufs soumis à des traitements thermo-réactivants dont la durée d'action peut atteindre trois cents jours dans les cas extrêmes.

1. — Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 25°C de durée variable.

Lorsque les œufs en diapause sont incubés à 25°C, pendant des périodes d'une durée de 60 jours ou même de 120 jours, seules apparaissent des modifications structurales de faible importance, *en l'absence de toute division cellulaire.*

Les cellules du corps sub-œsophagien contiennent un cytoplasme granuleux et des noyaux aux limites imprécises, mais on ne remarque en aucun cas d'enclaves massives. Les pleuropodes se vacuolisent légèrement et présentent une faible augmentation de volume.

Le tissu adipeux et quelques cellules assimilables à des œnocytes subissent un début de différenciation dans les régions mésodermiques latéro-dorsales, mais il n'y a jamais formation de cellules adipeuses typiques, c'est-à-dire, très vacuolaires, avec de fins trabécules cytoplasmiques.

Enfin, un mésorderme splanchnique paraît émigrer sous la paroi dorsale provisoire.

Cependant, on ne discerne pas encore de cardioblastes différenciés, et corrélativement, aucune pulsation ne peut être vue dans la région dorsale, lorsqu'on pratique l'examen *in vivo* de l'embryon.

En prolongeant jusqu'à 8 mois la durée d'exposition à cette température, de nombreux et importants bouleversements se produisent au sein des diverses structures embryonnaires (planches I, II et III). On note tout d'abord une hypertrophie générale de l'embryon. Entre les quatrième et huitième mois d'incubation initiale à 25°C, la tête et le thorax doublent leur volume tandis que l'abdomen triple le sien.

Au cours de cette période, les ébauches oculaires prennent une coloration orange très prononcée, et les ébauches pleurales se chargent abondamment de pigment clair.

L'examen histologique révèle par ailleurs, des modifications plus ou moins profondes des structures embryonnaires préexistantes.

Chacun des ganglions nerveux du thorax et de l'abdomen comprend une partie centrale à l'aspect spongieux très accusé, et une aire périphérique composée de noyaux pauvres en chromatine.

— Le sinus épineural se trouve comblé par des cellules hypertrophiées dont la nature n'apparaît pas clairement. Certaines sont du type adipeux, tant du point de vue topographique que du point de vue de la structure interne. Les autres, moins riches en vacuoles, contiennent un cytoplasme particulièrement granuleux qui ne se colore ni par l'éosine, ni par le vert lumière, ni par le bleu de méthylène. La méthode de coloration « Mallory » et la trichrome de Masson les teintent faiblement en

bleu clair. Sous la poussée de ces cellules, les cavités cœlomiques disparaissent.

— Le mésoderme splanchnique double abondamment la paroi dorsale provisoire, ce qui donne l'aspect d'un embryon ayant déjà effectué sa version au pôle postérieur de l'œuf depuis plus de 24 heures.

— Les cellules du corps sub-œsophagien sont très vacuolaires, et leur cytoplasme, bien que gardant une forte éosinophilie, se trouve rempli de « plaques sécrétoires » comme on en voit chez les embryons sans diapause âgés de douze jours.

— Quant aux pleuropodes, leur croissance est énorme, comme d'ailleurs celle de leurs noyaux et de leurs vacuoles.

— Dans la région postérieure de l'embryon on note l'apparition des tubes de Malpighi, mais selon une disposition inverse de celle qui est signalée par Roonwal chez les embryons sans diapause, il y a édification de 4 tubes dorsaux et de deux tubes ventraux.

Ces différenciations cellulaires et cette organogénèse ont lieu alors que l'embryon est en diapause et conduisent évidemment à des monstruosités internes. Il n'est pas certain que les embryons dont les structures ont été pareillement altérées puissent être réactivés dans leur totalité. Il est en outre impossible de dire actuellement comment évoluent ces structures aberrantes, dans le cas d'une reprise éventuelle du développement embryonnaire. Toutefois, il y a lieu de signaler qu'après une exposition à 25°C d'une durée de 240 jours, environ 40 p. 100 des œufs en expérience peuvent encore être réactivés.

2. — Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 33°C de durée variable.

Après dix jours d'incubation à 33°C, alors que les mitoses ont disparu depuis deux jours seulement, la morphologie générale de l'embryon est identique à celle qui caractérise l'embryon âgé de 10 jours à 25°C. Cependant trois types cellulaires subissent une différenciation très prématurée. Il s'agit, en premier lieu, de cellules adipeuses et de cellules semblables à des œnocytes qui s'individualisent précocement aux dépens de la paroi mésodermique latérale des cœlomes abdominaux et thoraciques. En second lieu, quelques cellules naissent dans les parois médianes des cavités cœlomiques abdominales, à la manière des gonocytes. Comparativement aux cellules mésodermiques voisines, elles sont plus grandes et plus claires, avec des noyaux pauvres en chromatine.

Jusqu'au 60e jour, seules, des modifications de détail apparaissent. Les précédentes structures s'accusent un peu plus sans pour cela prendre une expression tératologique.

Au cours des deux mois qui suivent, l'embryon est le siège d'une différenciation anarchique très voisine de celle qui se produit entre les quatrième et huitième mois d'incubation initiale à 25°C. On observe à la fois une hypertrophie générale de l'embryon, ainsi qu'une altération plus ou moins grande du système nerveux, du corps sub-œsophagien, du tissu adipeux, de la paroi dorsale provisoire. Il n'y a donc pas lieu d'insister actuellement sur une telle évolution aberrante des tissus pendant la diapause. Elle paraît étroitement liée à des incubations initiales à 25°C et 33°C trop prolongées, ce qui constitue une condition particulièrement éloignée des conditions naturelles dans lesquelles les œufs à diapause ont l'habitude de se développer.

3. — Observations histologiques faites au cours d'une incubation initiale à 21° et 18°C de durée variable.

La morphologie externe de l'embryon paraît ne plus changer à partir du 17e jour à 21°C, du 30e jour à 18°C, tandis que l'activité mitotique peut se prolonger encore respectivement jusqu'aux 25e et 45e jours. (Lors de son entrée en diapause, l'embryon peut être assimilé au stade X fig. 12, p. 169) de la nomenclature adoptée dans le présent travail. Il n'y a donc, ni stigmates, ni sub-coxa, ni pigmentation. Les cellules adipeuses et les œnocytes sont toujours absents du mésoderme latéral des cavités coelomiques.

La chaîne nerveuse est dans son ensemble peu évoluée, et il en va de même des lobes céphaliques. On remarque, en particulier que le neurospongium et les commissures transverses sont à peine différenciés.

L'examen des cellules du corps sub-œsophagien révèle la présence de quelques vacuoles et de nombreux grains de sécrétion.

Les pleuropodes sont petits, et contiennent un cytoplasme vacuolaire. Partout les noyaux sont bien distincts, peu volumineux et riches en chromatine.

Jusqu'au soixantième jour d'incubation initiale à 18° ou 21°C, l'embryon ne présente pas d'évolution notable de ses structures. Sa morphologie externe et interne diffère alors considérablement de celle qu'on observe à 25° et 33°C (planches I, II et III) ; elle se rapproche par contre de la morphologie des embryons polyvoltins âgés seulement de huit à neuf jours à 25°C.

Si des modifications de la structure embryonnaire peuvent être décelées dans les mois qui suivent, on remarque qu'elles sont toujours très lentes à se produire et qu'elles ne donnent jamais lieu à l'apparition de monstruosités. Il faut par exemple attendre plus de cinq mois pour que les ébauches oculaires d'embryons incubés à 18°C présentent un

début de coloration orange (contre six jours à 33°C et treize jours à 25°C). Après six mois d'incubation à 18°C, les structures embryonnaires ne sont pas plus évoluées que celles qu'on observe après une incubation initiale d'un mois à 25°C (planches I, II et III).

La faible intensité de la diapause que l'on observe à 18°C comme à 21°C (chap. II, p. 148 et suiv.) pourrait alors s'expliquer par le fait que les structures embryonnaires des œufs univoltins ne subissent aucune altération, quelle que soit la durée de l'incubation initiale, au contraire de ce qui se passe lorsque la température ambiante atteint ou dépasse 25°C.

4. — Observations histologiques faites au cours de séjours à 8°C de durée variable.

L'étude des modifications de structure susceptibles de se produire pendant le séjour à 8°C aurait pu être faite en relation avec les diverses conditions de l'incubation initiale rapportées ci-dessus. Dans le but cependant de ne pas compliquer le problème, il m'a paru plus profitable de ne suivre à 8°C que les embryons ayant passé 60 jours à 33, 25, 21 et 18°C. Dans ces différents cas, les structures embryonnaires sont suffisamment bien précisées pour que toute transformation histologique ultérieure puisse être aisément repérée.

Lorsque le séjour à 8°C succède à une incubation initiale à 25°C, on n'observe pas d'évolution histologique exceptionnelle au cours des quatre premiers mois. Toutefois les grains de sécrétion préexistants à 25°C dans les cellules du corps sub-œsophagien paraissent se résoudre en masses plus volumineuses dès le 60e jour. Après un séjour de quatre mois à 8°C, quelques vacuoles font leur apparition dans les cellules de cet organe (planche VI, fig. 1 et 2).

Le tissu adipeux montre une nette évolution entre les 2e et 4e mois d'exposition à 8°C (planche VIII, fig. 3 et 4). On peut en effet noter la présence au sein du mésoderme latéral de cellules hypertrophiées et plus ou moins riches en vacuoles. Mais il reste à préciser si ces cellules sont toutes de type adipeux ou si certaines d'entre elles n'appartiennent pas au groupe des œnocytes.

Les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale et les pleuropodes augmentent légèrement de volume (planches VII et IX).

Enfin dans toutes les régions du corps de l'embryon, les noyaux bien que peu colorables, sont bien délimités à partir du 60e jour. Le froid paraît déclencher une véritable « condensation » du matériel nucléaire qui donne à chaque noyau une individualité plus accusée.

Les structures histologiques observées après 240 jours d'exposition à 8°C diffèrent notablement de ce qui est décrit ci-dessus.

Le corps sub-œsophagien perd ses affinités tinctoriales. Le noyau

prend une couleur olivâtre vis-à-vis de l'hémalun (alors que les noyaux de l'ectoblaste et du mésoblaste voisins sont toujours nettement bleus) et ne répond plus que faiblement à la réaction de Feulgen, le cytoplasme n'est plus éosinophile ; il prend une couleur homogène jaunâtre.

Le système nerveux présente partout un aspect alvéolaire (planches I, II, III, IX), de telle sorte que l'ensemble de sa structure (et non plus seulement le neurospongium comme après 240 jours d'incubation à 25°C) se trouve profondément modifié. Pourtant le volume des lobes céphaliques comme celui de chaque ganglion nerveux ne paraît pas avoir changé.

Les cellules adipeuses, et probablement aussi, des œnocytes, augmentent de volume et se vacuolisent notablement (fig. 4, planche VIII,

Enfin, les pleuropodes subissent une légère hypertrophie (fig. 13, planche VII).

Si l'on considère l'activité métabolique de l'œuf à 8°C on peut en déduire qu'en l'absence de tout apport supplémentaire en eau et en oxygène, l'embryon continue à évoluer lentement au-dessous du zéro de développement normal. *Il n'y a ni division cellulaire, ni organogénèse, mais différenciation de types cellulaires particuliers, et modifications des structures préexistantes, particulièrement au niveau des tissus nerveux et adipeux, du corps subœsophagien et des pleuropodes.*

Le séjour à 8°C d'embryons préalablement exposés pendant 60 jours à 33°C, provoque de nombreuses modifications au sein des tissus embryonnaires déjà différenciés.

Comme dans le cas précédent, on observe une diminution progressive de l'éosinophilie du corps sub-œsophagien, une hypertrophie accentuée des pleuropodes et du tissu adipeux (fig. 14 et 15, planche VII, fig. 5 et 6, planche VIII). Mais, c'est le tissu nerveux qui montre, entre les 2e et 4e mois de séjour à 8°C, l'involution la plus aberrante (planche IX). Les noyaux perdent leur colorabilité, tout en gardant des contours bien dessinés. Le neurospongium subit une distension générale sans vacuolisation interne nettement définie. En dehors de toute activité mitotique, l'embryon peut doubler de volume à la suite de la seule hypertrophie des tissus liée sans doute à une forte hydratation.

Enfin, dans le cas d'embryons initialement incubés à 18°C ou 21°C, les séjours à 8°C ne déclenchent pas d'autre réaction qu'une hypertrophie des cellules du corps sub-œsophagien et des pleuropodes. Mais cet événement n'est jamais visible avant le quatrième mois.

V. — CONCLUSIONS

Les observations effectuées sur des œufs en diapause appellent les quelques remarques générales suivantes :

1. — Il existe un métabolisme propre à la période de diapause. Il

se caractérise par des besoins en eau et en oxygène très réduits lorsque la température ambiante est supérieure au zéro de développement, nulles lorsque la température ambiante descend au-dessous du seuil thermique inférieur du développement.

2. — L'embryon entré en diapause ne présente plus de croissance réelle, même lorsque l'on prolonge indéfiniment l'incubation initiale. Les mitoses ont définitivement disparu, à moins qu'il n'y ait hivernation naturelle ou artificielle, suivie d'une élévation de la température ambiante. Toutefois, quelques tissus et organes continuent à être le siège d'une certaine activité qui s'extériorise par de lentes modifications de leurs structures.

— Le neurospongium du système nerveux ventral s'enrichit progressivement en fibres nerveuses.

— Une partie du mésoblaste latéral évolue en tissu adipeux plus ou moins typique.

— Les tubes de Malpighi s'édifient de façon aberrante à partir du mésoblaste proctodéal.

— Le mésoderme splanchnique migre abondamment sous la paroi dorsale provisoire.

— Les cellules du corps sub-œsophagien deviennent très vacuolaires.

— Les pleuropodes s'hypertrophient graduellement.

La prolongation exagérée de l'incubation initiale a pour conséquence la formation de monstruosités embryonnaires dont l'apparition est d'autant plus rapide que la température est élevée. On peut cependant admettre que ces phénomènes ne sont en fait que l'expression amplifiée de la *dissociation des processus morphogéniques* observés au moment même de l'entrée en diapause (voir p. 190) et qu'ils résultent d'une *activité résiduelle sans croissance apparente* à la manière de cultures de tissus d'insectes privées des substances de croissance. Comme on le voit, le criquet migrateur diffère fondamentalement des cas de *Melanophus differentialis* chez qui Slifer (1930) observe une faible activité mitotique pendant toute la période de diapause, et d'*Austroicetes cruciata* qui montre une lente morphogénèse de l'embryon en diapause (Andre-wartha, 1945).

3. — Le séjour à 8°C provoque diverses réactions chez l'embryon en diapause, qui peuvent être résumées de la façon suivante :

a) Au cours des deux premiers mois, les modifications qu'on observe au sein des structures embryonnaires sont peu nombreuses et légères. Elles permettent néanmoins de reconnaître aisément un embryon qui a séjourné au froid. D'une part les noyaux de tous les tissus de l'embryon adoptent une forme sphérique ou subsphérique aux limites particulièrement nettes. D'autre part, les granules de sécrétion contenus dans le cytoplasme des cellules du corps sub-œsophagien se résolvent en grains beaucoup plus volumineux.

b) La prolongation du séjour à 8°C provoque chez l'embryon en diapause des modifications importantes dont l'expression dépend de la température d'incubation initiale. Lorsque celle-ci est égale ou inférieure à 21°C, il y a seulement hypertrophie des deux organes à caractère glandulaire, le corps sub-œsophagien et les pleuropodes du premier segment abdominal. C'est d'ailleurs une réaction identique que l'on observe chez des embryons sans diapause soumis à l'action de basses températures (planches VI et VII, fig. 20 et 21). Par contre, l'embryon en diapause réagit très fortement à l'action prolongée d'une température inférieure au zéro de développement, après une incubation initiale de 60 jours à 25°C ou à 33°C. Non seulement le corps sub-œsophagien et les pleuropodes augmentent de taille, mais pareil phénomène se présente chez des cellules adipeuses au sein du mésoblaste latéral. En outre le système nerveux montre une involution caractéristique de la température d'incubation initiale. L'hypertrophie des ganglions nerveux de la chaîne ventrale et la perte de la colorabilité des noyaux sont seulement observés chez les embryons préalablement exposés à 33°C. Les exemplaires soumis à une température d'incubation initiale de 25°C montrent une structure alvéolaire de l'ensemble du tissu nerveux.

Si l'on excepte les œufs initialement incubés à 33°C — température défavorable à l'évolution de la diapause — il peut être admis que les altérations apportées aux structures embryonnaires par le séjour à 8°C sont lentes à se produire, généralement localisées et peu profondes.

4. — En se référant uniquement aux techniques d'élimination de la diapause basées sur une alternative de chaud et de froid, on remarque que :

a) Le traitement thermo-réactivant 33°C-8°C provoque des altérations importantes au sein des structures embryonnaires dès que l'on dépasse les limites de deux mois d'incubation initiale à 33°C et de deux mois de séjour à 8°C.

b) Le traitement thermo-réactivant 25°C-8°C ne modifie profondément les structures embryonnaires préexistantes que dans le cas d'une exagération considérable des durées d'exposition à ces deux températures.

Les observations histologiques sont donc susceptibles de donner une explication de la diversité des taux de réactivation que l'on observe en fonction de la condition thermo-réactivante. Il reste évidemment à préciser le caractère physiologique de l'involution des structures embryonnaires pendant la diapause.

CHAPITRE V

REPRISE DU DÉVELOPPEMENT ET BLASTOCINÈSE CHEZ L'ŒUF UNIVOLTIN

I. — INTRODUCTION

Le développement de post-diapause est précédé d'une période d'*Initiation* au cours de laquelle l'Insecte réalise les conditions internes qui s'avèrent nécessaires à l'achèvement de son ontogénèse (ANDREWARTHA, 1952, LEES, 1955, WILLIAMS 1956). Dans le cas particulier de *Platysamia cecropia*, c'est la rétraction de l'épiderme sous la cuticule de la nymphe qui annonce la fin de la période d'Initiation, et le début de la reprise effective du développement (*completion of development* de WILLIAMS, 1956). Le phénomène de rétraction de l'épiderme fait rapidement son apparition lorsqu'un séjour à 6°C de quinze semaines précède l'exposition aux températures supérieures au zéro de développement. Il demande par contre, un temps considérable pour se produire lorsque la chrysalide est maintenue sous une condition thermique constante. Une fois la période d'*initiation* terminée, la nymphe reprend son organogénèse et le développement se termine d'autant plus vite que la température est élevée.

La période d'*initiation* est par conséquent seule à dépendre des conditions dans lesquelles l'élimination de la diapause s'effectue. Elle représente pour WILLIAMS la séquence la plus caractéristique du développement à diapause de l'insecte.

En ce qui concerne l'œuf du criquet migrateur univoltin, j'ai déjà exposé les conditions thermiques qui agissent le plus favorablement pour permettre une embryogénèse complète. Il reste à préciser les caractères mêmes de la reprise du développement, et le cas échéant, à dire s'il est possible de reconnaitre une période d'*initiation du développement*. La présente étude comprend donc :

— Une récapitulation des phénomènes associés au déclenchement de l'évolution embryonnaire de post-diapause.

— La description de cas de reprise incomplète du développement.

— Une analyse des mécanismes qui commandent la version de 180° qu'effectue l'embryon peu après sa réactivation effective.

II. — DESCRIPTION DES MODIFICATIONS TOPOGRAPHIQUES ET STRUCTURALES QUI CARACTÉRISENT LA REPRISE DE L'ÉVOLUTION EMBRYONNAIRE

A la suite du séjour en chambre froide, les œufs, dont la cuticule a été enlevée selon les techniques décrites par SLIFER (digestion par l'hypochlorite de soude ou décortication à l'aide du xylol), sont répartis en boîte de Pétri sur papier filtre bien humidifié, et placés à 25°C ± 1,2°C. De la sorte, ils sont devenus suffisamment transparents pour qu'une étude *in vivo* de l'embryon puisse être effectuée de façon aussi aisée que précise. A intervalles de temps réguliers, les œufs sont immergés dans l'eau distillée maintenue à 25°C, grâce à un rayonnement infra-rouge, et rapidement observés sous la loupe binoculaire. Lorsqu'une dissection ou une fixation s'imposent pour un examen plus détaillé de la morphologie externe et interne de l'embryon, l'eau distillée est remplacée par du liquide de Ringer. Une étude de contrôle, menée parallèlement sur des œufs passés directement de 8°C à 25°C et dont la cuticule n'est enlevée qu'au moment même de l'observation sous la loupe binoculaire, montre que les manipulations destinées à ôter le chorion, dès la sortie de la chambre froide, ne modifient nullement le déroulement des processus de la réactivation.

1. — Observations in vivo.

Lorsque l'incubation complémentaire débute, la séreuse est plus ou moins parfaitement accolée à la cuticule sus-jacente de l'œuf, et l'amnios, étroitement appliqué contre la face ventrale de l'embryon, se discerne mal (fig. 1, planche X). Le vitellus situé contre la paroi dorsale provisoire de l'embryon perd progressivement de son opacité. Corrélativement, la région comprise entre la tête de l'embryon et la voûte micropylaire de l'œuf devient absolument transparente. On assiste alors au décollement de la séreuse dans toute cette région et à la formation d'un trabécule plus ou moins étiré (LE BERRE, 1951) appelé « connecting cord » par SLIFER (1932). Au fur et à mesure que ces événements se déroulent avec une vitesse variable, l'embryon recule lentement vers le pôle antérieur de l'œuf comme s'il était poussé par la séreuse dont la contraction est parfaitement visible, ainsi que l'a déjà signalé ROONWAL (1937).

La zone transparente s'étend en même temps que l'embryon se déplace. Le trabécule s'étire de plus en plus, finit par se détacher de la voûte micropylaire et se résorbe lentement. La séreuse entre alors en contact avec l'amnios sur toute la surface des lobes céphaliques de l'embryon (fig. 3 et 4, planche X). Il paraît ne faire aucun doute que le liquide qui s'accumule entre la séreuse et la cuticule de l'œuf provient de la région à vitellus hyalin.

Le mouvement ascendant de l'embryon s'arrête lorsque l'extrémité abdominale vient buter contre la partie encore compacte du vitellus. C'est à ce moment seulement que la fin *Anatrepsis* est atteinte dans le cas des lignées univoltines.

Les deux à trois jours nécessaires à ces modifications sont marqués par une légère augmentation de la taille de l'embryon et par une faible évolution morphologique. Les antennes commencent à se segmenter de façon visible, le labre prend une forme trapézoïdale, la sub-coxa de chaque patte thoracique devient nettement individualisée, les yeux composés rudimentaires sont le siège d'une intense coloration marginale orange, les bords latéraux du thorax et de l'abdomen se chargent en pigment clair.

A la fin du quatrième jour d'incubation complémentaire à 25°C, les parois latérales du corps de l'embryon subissent une croissance importante. Leurs bords sont parcourus par des ondes de contractions qui prennent naissance dans la région postérieure de l'abdomen, se déplacent vers l'avant et s'arrêtent au niveau du stomodeum. Sporadiquement, on observe une inversion de l'onde systolique qui demeure inexpliquée.

Peu après l'apparition des pulsations, l'embryon amorce sa version au pôle postérieur de l'œuf. *On peut alors considérer que la phase initiale de la reprise du développement est terminée.* L'œuf univoltin est, à partir de ce moment, capable de terminer son évolution, selon une organogénèse semblable à celle de l'œuf polyvoltin.

2. — Observations in vitro (Planche IV).

Les préparations histologiques exécutées au cours des premières 48 heures d'incubation complémentaire à 25°C ne permettent pas d'établir de façon certaine que les structures embryonnaires soient le siège de modifications. Par contre, les deux jours qui suivent sont caractérisés par une intense organogénèse destinée, en tout premier lieu, à rétablir un équilibre qui avait pu être plus ou moins perturbé pendant la période de repos (p. 195 et suiv.). C'est ainsi que le mésoderme splanchnique, le système nerveux stomato-gastrique, les tubes de Malpighi s'édifient rapidement selon des procédés identiques à ceux qui ont été décrits par Roonwal chez la sous-espèce polyvoltine *L. m. migratorioides* (1937).

De même, les cardioblastes et les gonocytes font leur première apparition de façon certaine. Les neuroblastes de la corde médiane, situés primitivement dans les espaces intersegmentaires, s'incorporent au ganglion appartenant à chaque segment qui le précède. La neurilemme s'édifie partout où elle n'était pas encore présente. Les cellules ganglionnaires émettent des expansions cytoplasmiques qui constituent, en plus du

neurospangium et des commissures transverses, déjà très développés, les connectifs intersegmentaires dont l'évolution s'est trouvée bloquée pendant toute la durée de la diapause. Mais c'est le lobe optique qui subit les plus grandes transformations. Il différencie de sa masse centrale (ou ganglion optique, composé de petits noyaux), une fine aire dorso-latérale à noyaux plus gros qui constitue le *bourrelet périliminaire*. De plus, les bords latéraux du ganglion optique ne tardent pas à expédier des fibres nerveuses vers la plaque oculaire (ébauche de la rétine) en vue de constituer les fibres post-rétiniennes. Il faut signaler que ce dernier événement, qui se situe avant la blastocinèse chez l'embryon à diapause, a seulement lieu pendant la blastocinèse chez l'embryon sans diapause. Les cellules du corps sub-œsophagien, dont les noyaux sont de moins en moins visibles, s'hypertrophient par accumulation d'un abondant matériel sécrétoire. Les parois latérales du corps de l'embryon s'accroissent énormément tandis que les cœlomes abdominaux deviennent très nettement bicompartimentés. Enfin, le système trachéen se complique par la poussée de diverticules latéraux et médians.

C'est généralement au cours des quatrième ou cinquième jours d'incubation complémentaire à 25°C que les mitoses font leur réapparition. On observe à nouveau un gradient antéro-postérieur de la reprise de l'activité mitotique. Toutefois, les différentes parties de la région céphalique ne présentent pas la même richesse en divisions nucléaires. C'est d'abord au niveau de la plaque oculaire et du ganglion optique que l'on trouve le plus grand nombre de noyaux en mitose. Cette localisation des divisions nucléaires confirme donc les observations faites *in vivo* selon lesquelles les ébauches oculaires subissent une augmentation de taille plus importante que n'importe quelle autre région de l'embryon.

III. — CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES LIÉS A LA RÉACTIVATION EFFECTIVE DE L'ŒUF UNIVOLTIN

Les œufs, au sortir de la chambre froide, sont répartis en neuf lots de 30 œufs, rapidement séchés et pesés, puis placés au milieu de sable convenablement humidifié. Trois séries composées de trois lots chacune sont alors constituées pour être introduites en incubateur — dont la température a été réglée à 25°C ± 1 2° — de telle sorte que les seconde et troisième séries marquent un retard respectif de 12 heures et 18 heures sur la première. Au cours des six jours qui suivent le début de l'expérience, des pesées et des mesures microrespirométriques sont effectuées quotidiennement. Par la suite, quelques mesures sont encore faites jusqu'au treizième jour de l'incubation complémentaire, soit 4 jours environ avant l'éclosion des œufs. Parallèlement à cette première expérimentation, neuf autres lots comprenant 100 œufs chacun sont égale-

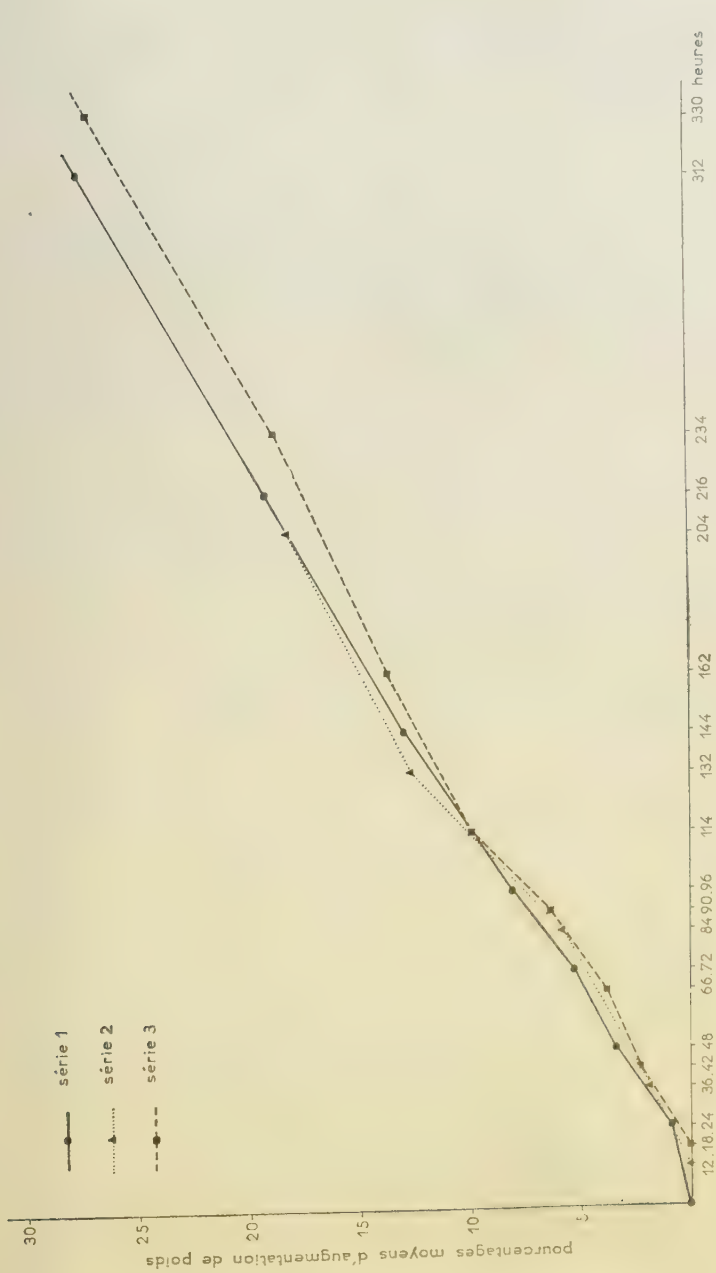


FIG. 18. — Croissance pondérale moyenne des œufs univoltins pendant la période de postdiapause (Incubation complémentaire à 25°C).

ment constitués juste avant le début de l'incubation complémentaire ; ils serviront à estimer le taux moyen d'hydratation des œufs au cours des deux premiers jours de la période post-diapause.

1. — Croissance pondérale et hydratation.

L'examen des tableaux XXIX et XXX, ainsi que du graphique présenté figure 18, pages 207, 208, 209 montre immédiatement que l'augmentation de poids des œufs univoltins au cours de la période post-diapause est faible, continue, homogène et qu'elle se prolonge très tard. Bien qu'elle puisse atteindre après treize jours d'incubation complémentaire à 25°C, près de 30 p. 100 du poids des œufs au sortir de la chambre froide, elle ne correspond jamais à plus de 3 p. 100 d'augmentation par jour, et peut même être inférieure à 1 p. 100 au cours des premières vingt-

Tableau XXIX

Augmentation de poids et hydratation des œufs réactivés, au cours des 2 premiers jours d'incubation complémentaire (100 *œufs*).

Poids frais			Pds sec.	Teneur en eau
0 h. à 25° C	24 h. à 25° C	48 h. à 25° C		
1366 mg			319 mg	76,65 %
1359 mg			309 mg	77,26 %
1327 mg			311 mg	76,56 %
1350,67 mg			313 mg	76,82 %
1382 mg	1397 mg		311 mg	77,79 %
1340 mg	1350 mg		317 mg	76,52 %
1360 mg	1377 mg		317 mg	76,98 %
1361 mg	1375 mg		315 mg	77,10 %
1400 mg		1430 mg	326 mg	77,20 %
1368 mg		1401 mg	322 mg	77,02 %
1378 mg		1429 mg	312 mg	78,11 %
1382 mg		1420 mg	320 mg	77,44 %

quatre heures. Corrélativement, la teneur en eau des œufs ne croît que faiblement, puisqu'elle passe de 76,82 p. 100 à 77,10 p. 100 et 77,44 p. 100, après respectivement 1 et 2 jours d'incubation complémentaire. *Il peut donc être admis que la reprise du développement chez l'œuf univoltin ne s'accompagne pas d'une forte hydratation*, contrairement à ce qui est observé chez *Melanoplus differentialis* (Slifer, 1936, Bodine et Robbie, 1943). On verra dans les pages qui suivent, que l'organogénèse complémentaire peut même exister en dehors de tout nouvel apport d'eau du milieu ambiant.

En outre, tandis que l'œuf polyvoltin n'augmente pratiquement plus

de poids à partir du 14e jour d'incubation à 25°C, c'est-à-dire dix jours avant son éclosion, l'œuf univoltin continue à croître jusqu'à la fin de son développement. Le taux total moyen de la croissance des œufs sans diapause et à diapause atteint respectivement 187 p. 100 et 200 p. 100 du poids initial au moment de la ponte.

TABLEAU XXX

Taux d'accroissement des œufs univoltins après élimination de la diapause.
(Incubation complémentaire à 25°C ± 1/2°C.)

Durée de l'incubation en heures	N° de la série	Pourcentages d'augmentation de poids			
		Nos des groupes			Valeur moyenne
		1	2	3	
24	I	0,62	1,15	0,87	0,87
36	II	2,04	1,87	1,55	1,87
42	III	2,53	1,83	2,19	2,24
48	I	3,52	3,35	3,48	3,42
66	III	3,63	3,76	3,91	3,77
72	I	5,37	5,65	5,22	5,41
84	II	5,02	6,11	6,02	5,80
90	III	6,08	7,16	6,00	6,37
96	I	8,63	8,21	7,48	8,07
114	III	10,89	9,87	9,04	9,91
132	II	9,86	15,62	14,36	13,31
144	I	14,08	12,97	12,00	12,98
162	III	14,77	13,54	12,87	13,19
204	II	19,37	19,15	13,74	18,18
216	I	14,97	21,39	18,14	19,21
234	III	19,83	18,78	17,91	18,79
312	I	27,82	25,42	29,30	27,54
330	III	25,57	28,03	27,48	27,06

2. — Consommation d'oxygène en relation avec la reprise de l'activité embryonnaire.

La mesure des quantités d'oxygène utilisées par les œufs en expérience est faite pendant cinq heures consécutives, puis une moyenne horaire est établie.

Il apparaît immédiatement que les œufs provenant de la chambre froide et placés à 25°C présentent des besoins en oxygène (0,2953 mm³) nettement supérieurs à ceux qu'ils manifestent pendant leur période de repos (0,1 400 mm³). Pendant les douze premières heures d'incubation complémentaire à 25°C, l'activité respiratoire de l'œuf ne varie que fai-

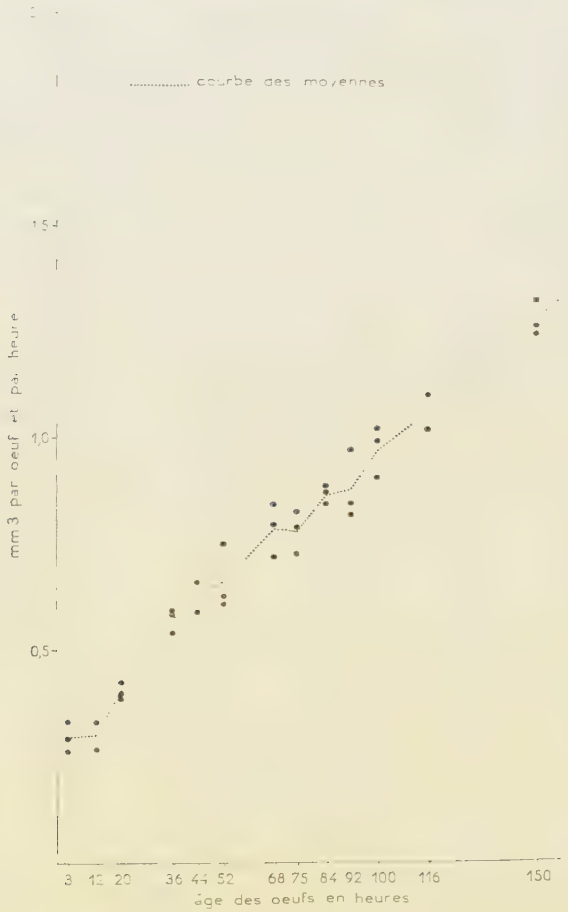


FIG. 19. — Volume d'oxygène consommé par les œufs univoltins pendant la période postdiapause (Incubation complémentaire à 25°C).

blement. Mais, par la suite, on constate une augmentation considérable de la consommation d'oxygène. Celle-ci double en deux jours et triple en quatre jours (tableau XXXI et fig. 19, p. 210 et 211). Il y a lieu alors de rappeler que les premières manifestations histogéniques de la reprise du développement sont observées à partir du troisième jour seulement, et que l'activité mitotique ne reprend qu'après quatre jours. En accord

avec Boell (1935) d'une part, Schneiderman et Williams (1953) d'autre part, on peut conclure que *la reprise du développement est précédée d'une période, de durée variable, pendant laquelle le métabolisme respiratoire augmente graduellement.*

Dans le cas de *Platysamia cecropia*, Schneiderman et Williams suggèrent que les processus biochimiques responsables de l'*initiation du développement de l'adulte*, s'établissent une semaine environ avant que commence la morphogénèse. Un raisonnement analogue, appliqué au criquet migrateur univoltin, conduit à admettre l'existence de transformations physiologiques importantes au sein de l'œuf, pendant les premiers jours de l'incubation complémentaire.

Enfin, après 150 heures d'incubation complémentaire à 25°C, l'œuf univoltin ajuste ses besoins en oxygène à ceux que présente l'œuf polyvoltin au dixième jour de son incubation initiale à la même température. Cela signifie *que, le phénomène de la blastocinèse réalisé, l'œuf à diapause se comporte comme un œuf sans diapause.* Cette observation se trouve confirmée par le fait que les vitesses de développement, et les phénomènes d'organogénèse sont semblables chez ces deux types d'œufs à partir du moment où la *Catatrepsis* commence.

Tableau XXXI

Consommation d'oxygène des œufs placés à 25°C ± 1/2°C. après élimination de la diapause (mm³ d'oxygène par heure et par œuf).

Age moyen des œufs en heures	N° de la série	Répétition			Consommation moyenne
		a	*b*	*c*	
3	I	0,2934	0,3321	0,2604	0,2953
12	II	0,3341	(1)	0,2657	0,2999
20	III	0,4231	0,3986	0,3860	0,4026
36	II	0,5919	0,5409	0,5848	0,5725
44	III	0,6601	0,5932	(1)	0,6266
52	I	0,6282	0,7493	0,6123	0,6666
68	III	0,7222	0,8425	0,7964	0,7870
75	I	0,7274	0,7922	0,8261	0,7819
84	II	0,8855	0,8425	0,8689	0,8656
92	III	0,8450	0,9691	0,8170	0,8770
100	I	0,9055	1,0180	0,9902	0,9712
116	III	(1)	1,0989	1,0200	1,0594
150	I	1,2680	1,2441	1,3237	1,2786

(1) Valeur écartée par suite d'un mauvais fonctionnement du manomètre.

IV. — DESCRIPTION DES MODIFICATIONS D'ORDRE TOPOGRAPHIQUE, MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE, PROVOQUÉES PAR L'INCUBATION COMPLÉMENTAIRE, EN L'ABSENCE D'UNE REPRISE EFFECTIVE DU DÉVELOPPEMENT

Dans la plupart des essais sur la réactivation, des œufs, en nombre variable, ne parviennent pas à terminer leur développement et s'avèrent,

par conséquent, incapables d'éclore (chap. II). Le problème actuel est de connaître le comportement exact des embryons contenus dans ces œufs, et dans la mesure du possible, les raisons pour lesquelles il n'y a pas d'organogénèse complète.

1. — Études in vivo.

L'examen à la loupe binoculaire révèle des déplacements très lents de l'embryon dans l'œuf, qui peuvent conduire, dans les cas extrêmes, à une authentique blastocinèse. On assiste à la formation, puis à la résorption du trabécule, avec recul de l'embryon vers le pôle antérieur de l'œuf. Pendant le même temps, les antennes commencent à se segmenter et la sub-coxa fait son apparition à la base de chaque patte thoracique. Les parois latérales de l'embryon subissent une distension énorme, et se chargent abondamment de pigment. *Mais elles ne sont jamais parcourues d'ondes systoliques.* Les enveloppes extra-embryonnaires peuvent même se déchirer sous la double action d'une contraction de la séreuse et d'une augmentation considérable du volume de l'embryon. Il s'ensuit alors une courbure dorsale de la région céphalique qui, en s'accentuant, est susceptible de provoquer une version de 180° du corps de l'embryon.

En dépit d'une prolongation exagérée de l'incubation complémentaire, le développement ne dépasse pas ce stade, toutes les fois que l'embryon ne présente pas de pulsations dorsales. A quelques exceptions près, celles-ci ne peuvent réapparaître qu'après un nouveau séjour des œufs à 8°C.

Les mesures de pesées indiquent une augmentation de poids absolument comparable, chez les œufs capables — ou non — d'éclore. Après huit jours d'incubation complémentaire par exemple, les œufs sont répartis en deux lots : le premier, groupe les embryons aux pulsations visibles et qui ont, dans leur majorité, effectué leur blastocinèse, le second lot comprend les embryons toujours immobiles. Les pesées de ces deux catégories d'œufs ne donnent pas de différence sensible. Cela signifie par conséquent *une hydratation des œufs qui est sans rapport avec la reprise effective de leur développement.*

Les mesures de microrespirométrie précisent par contre que les besoins en oxygène sont nettement influencés par l'état de la reprise du développement. Les valeurs trouvées sont toujours comprises entre 0,3500 mm³ et 0,1500 mm³ par heure pour les œufs incapables d'éclore Il est donc probable que tous les œufs, au sortir de la chambre froide, réagissent de façon semblable à l'élévation de la température ambiante. Par la suite, les œufs convenablement réactivés montrent des besoins en oxygène qui croissent jusqu'à l'éclosion. Les autres œufs se compor-

tent différemment. Leur consommation atteint rapidement un maximum voisin de 0,4000 mm³ par heure, s'y fixe pendant quelques jours, puis diminue jusqu'à retomber au niveau propre à la diapause (0,1400 mm³).

2. — Études in vitro.

De nombreuses préparations histologiques ont été faites à divers moments de l'incubation complémentaire d'œufs contenant un embryon toujours inerte. Leur examen microscopique apporte les précisions suivantes (planche V).

a) Les tissus embryonnaires ne sont à aucun moment le siège d'une activité mitotique, si faible soit-elle.

L'augmentation de volume de l'embryon, observée *in vivo*, n'est donc pas la conséquence d'une *croissance réelle*. Elle résulte probablement d'une forte hydratation des tissus.

b) Les tissus embryonnaires préexistants subissent des transformations plus ou moins importantes.

— La chaîne nerveuse et le cerveau ne présentent aucune hypertrophie, mais le neurospongium s'enrichit en neurofibrilles, ce qui donne une organisation plus complexe des commissures transverses. Les ganglions de la chaîne nerveuse sont reliés entre eux par des connectifs bien individualisés.

— Les ébauches oculaires évoluent de façon importante. Les disques oculaires s'hypertrophient et subissent une intense pigmentation orange. On peut observer la poussée de fibres post-rétiniennes et la différenciation d'expansions nerveuses radiaires au sein du ganglion optique.

— Les cellules du corps sub-œsophagien augmentent de taille. Les noyaux présentent des contours imprécis. Le cytoplasme, bien que granuleux et très vacuolaire, ne contient généralement pas de grains de sécrétion typiques.

— Les pleuropodes sont hypertrophiés. Le cytoplasme, riche en vacuoles, se caractérise par une forte éosinophilie. Les noyaux énormes, possèdent des contours précis et se colorent intensément par l'hématoxyline, l'hémalun, etc.

— La paroi dorsale provisoire peut se doubler sur sa face interne, d'une assise de cellules d'origine mésodermique.

— Enfin, quelques structures embryonnaires ne paraissent pas subir de modifications nettes. Il s'agit en particulier des coelomes et des stigmates dont l'évolution paraît totalement bloquée.

c) **De nouveaux tissus et organes font leur apparition.**

Le tissu adipeux se différencie comme s'il s'agissait d'une histogénèse normale.

— Le système stomato-gastrique semble faire son apparition au voisinage du stomodeum, mais son évolution très incomplète rend difficile une reconnaissance précise des structures.

— Dans la région proctodéale, les tubes de Malpighi s'édifient de la même façon aberrante que dans les cas d'une incubation initiale prolongée à 25°C. Ils se répartissent en quatre tubes dorsaux et deux tubes ventraux. Leur croissance est faible, ce qui explique qu'on ne les observe que dans la région tout à fait postérieure de l'abdomen.

Il y a lieu de signaler que les modifications subies par les ébauches embryonnaires préexistantes, aussi bien que l'édification de nouvelles structures, s'opèrent sans qu'il existe de rapport avec les mouvements de l'embryon dans l'œuf. Le trabécule par exemple, peut ne pas être encore différencié, mais il peut aussi s'être détaché de la voûte micropylaire et même être complètement résorbé. Pareillement, les enveloppes extra-embryonnaires peuvent être déchirées et l'embryon avoir atteint des positions diverses dans son mouvement de bascule au pôle postérieur de l'œuf. Dans le cas extrême d'une blastocinèse terminée, l'amnios constitue, comme dans les cas normaux, la seconde paroi dorsale provisoire de l'embryon, tandis que la séreuse englobe uniquement le vitellus. Dans ces différents exemples, la morphologie externe et interne de l'embryon est sensiblement la même, pourvu que la durée de l'incubation complémentaire atteigne au moins une vingtaine de jours à 25°C. Il découle de l'ensemble des observations que, *la reprise du développement est incomplète, hétéroclite et plus ou moins anarchique*. Les phénomènes de différenciation et de migration cellulaire et, dans une certaine mesure, d'organogénèse, se déroulent avec une extrême lenteur. *Tout se passe comme si chaque tissus constituait une entité morphologiquement et physiologiquement autonome, dont l'évolution aurait lieu sans relation avec les tissus voisins*. On constate de plus, que les modifications n'ont pas la même ampleur dans toutes les parties du corps de l'embryon. La région céphalique est en effet la plus active, comme le montre par exemple, la complexité morphologique atteinte par les ébauches des yeux composés.

Enfin l'organisation interne des embryons, pour aberrante qu'elle soit, ne peut être assimilée à des monstruosités car un nouveau séjour à 8°C permet une reprise effective du développement, et les larves qui naissent présentent un aspect normal. Toutefois, les adultes obtenus à la suite de deux traitements thermo-réactivants successifs ne sont pas féconds (Le Berre, 1953). L'état de mes recherches ne permet pas de

dire s'il y a une relation de causalité entre l'obligation d'un second traitement réactivant pour autoriser une organogénèse complète de l'œuf et la stérilité des adultes.

V. — CONDITIONS INDISPENSABLES A LA REPRISE EFFECTIVE DU DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF EN DIAPAUSE

L'œuf en diapause exige, pour terminer son évolution embryonnaire, la cojonction d'un certain nombre de conditions tant externes qu'internes, qu'il reste à préciser.

1. — Facteurs externes.

a) Rôle de la température.

Au cours du second chapitre, le mode d'action de la température sur le phénomène de la diapause, a fait l'objet d'une étude à la fois expérimentale et statistique sur laquelle il n'y a pas lieu de revenir ici. Je rappellerai simplement que l'embryogénèse de post-diapause ne peut commencer sans une élévation préalable de la température ambiante. La durée de l'incubation complémentaire dépend alors de la température à laquelle elle se déroule, et des conditions thermiques qui ont agi sur l'œuf depuis le moment où il a été pondu.

b) Rôle de l'eau.

L'importance que les auteurs accordent au phénomène de l'hydratation dans le déterminisme de la diapause a été signalée à diverses reprises dans ce travail. Or, on a vu que, ni l'entrée en diapause, ni la levée de la diapause, chez l'œuf du criquet migrateur univoltin ne paraissent devoir être conditionnées par l'eau ambiante. La question s'est donc posée de savoir dans quelle mesure *l'œuf à diapause* peut entreprendre son évolution de post-diapause sans une réhydratation préalable. Pour résoudre le problème, quatre conditions expérimentales ont été retenues.

Les œufs, au sortir de la chambre froide, sont placés à 25°C sur du sable convenablement humidifié (1), sur du papier filtre maintenu constamment humide (2), en immersion dans l'eau distillée (3) ou dans l'huile de paraffine (4). Dans ces deux derniers cas, la hauteur du liquide dans les boîtes de Pétri est comprise entre 3 et 4 millimètres.

L'examen quotidien, à la loupe binoculaire, des œufs en expérience, permet de noter les délais de la reprise du développement et les durées de l'incubation complémentaire.

Les œufs placés dans les deux premières conditions expérimentales (sable et papier filtre humides) entreprennent de façon synchrone leur

évolution de post-diapause. Les pulsations dorsales de l'embryon sont aperçues à partir du quatrième jour et les éclosions ont lieu après une incubation complémentaire d'une durée moyenne de dix-huit jours.

Les œufs placés dans les deux autres conditions expérimentales se comportent différemment. Dans le cas d'une immersion dans l'eau distillée, les premières pulsations de l'embryon font leur apparition après cinq jours d'incubation complémentaire, et le développement embryonnaire paraît s'achever vers le vingtième jour. Mais il n'y a jamais d'éclosion car l'embryon ne parvient pas à sortir de l'œuf. Dans le cas d'une immersion dans l'huile de paraffine, on assiste à la reprise effective du développement après dix jours d'incubation complémentaire ; l'éclosion des œufs a lieu à partir du trentième jour.

Que l'œuf à diapause du criquet migrateur puisse terminer son développement lorsqu'il est immergé dans de l'eau ne constitue pas un fait nouveau ; pareil phénomène a déjà été observé dans la nature (Remaudière, 1948). Par contre, qu'il soit capable de reprendre son développement quand il est mis en incubation complémentaire dans de l'huile de paraffine — milieu parfaitement anhydre — indique une totale indépendance de l'*œuf* convenablement réactivé, envers l'eau du milieu extérieur. Ce résultat permet de supposer des processus de réactivation de l'œuf de *L. migratoria* univoltin, nettement différents de ceux qui sont observés chez *Melanoplus differentialis* (Slifer, 1945, 1948, Bucklin, 1953) [1]. Cependant, cela ne signifie pas que l'*embryon* du criquet migrateur complète son organogénèse sans une hydratation corrélative. Il y a lieu de distinguer en effet les environnements respectifs de l'*œuf* et de l'*embryon*. Lorsque le développement de post-diapause est prêt à commencer, un œuf pesant 13,5 milligrammes, contient 10 mg d'eau répartis entre l'embryon, le liquide amniotique et le vitellus. Il est bien évident qu'une faible partie seulement de cette eau est immobilisée par l'embryon lui-même puisque le volume de celui-ci n'excède pas encore un millimètre cube (voir p. 225). La majeure partie de l'eau contenue dans l'œuf appartient donc au liquide amniotique et au vitellus qui *représentent l'environnement immédiat de l'embryon*. L'immersion dans l'huile de paraffine, garantit l'œuf de toute dessiccation, ce qui contribue à maintenir l'embryon dans un milieu richement hydraté. On comprend ainsi que la reprise du développement de l'*embryon* puisse avoir lieu sans une hydratation consécutive de *l'œuf*.

Par la suite, on peut admettre que la teneur en eau de l'œuf univoltin augmente de trois milligrammes environ lorsque l'incubation complémentaire se déroule dans des conditions normales d'hydratation. Lorsque l'œuf est immergé dans l'huile de paraffine, l'alternative suivante se présente : ou bien l'embryon peut terminer son développement en

[1] Ainsi que chez *Locustana pardalina* (Mathee 1951, Jones 1956).

dépit d'un déficit en eau de trois milligrammes (soit près du quart de l'eau totale contenue dans un œuf normal prêt d'éclore), ou bien l'embryon possède la faculté de combler ce déficit au cours de son développement de post-diapause (en utilisant de l'eau de métabolisme par exemple).

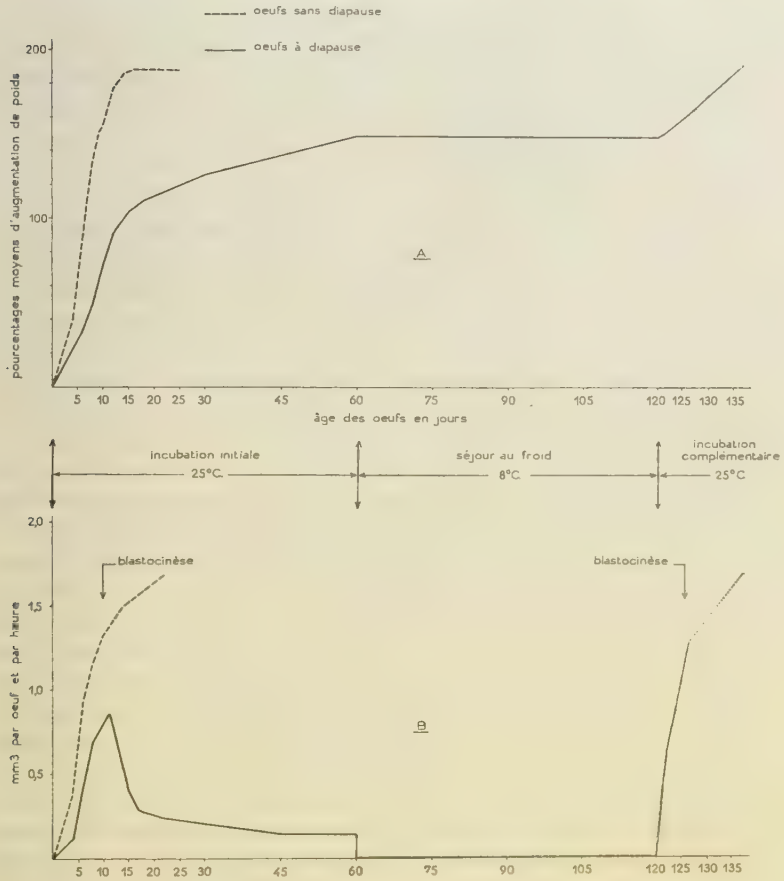


FIG. 20. — Évolution comparée d'œufs de voltinisme différent :
A. Pourcentages moyens d'augmentation de poids.
B. Volumes d'oxygène consommés.

Lorsque l'on examine l'œuf immergé dans l'huile de paraffine, on note toujours un espace relativement important, entre les cuticules respectives de l'embryon et de l'œuf. Cela laisse supposer une certaine contraction des tissus embryonnaires qui pourrait être attribuée, en première approximation, au déficit en eau. Pareil espace n'existe en effet jamais

dans le cas d'un œuf normalement hydraté. Cependant les microdosages que j'ai effectués jusqu'ici ne permettent pas de faire un choix définitif entre les deux propositions de l'alternative. Je me propose de reprendre le problème avec des techniques nouvelles qui sont actuellement à l'étude.

2. — Facteurs internes.

Les études histologiques montrent que le développement de post-diapause s'installe d'autant plus aisément que la structure de l'embryon en diapause est proche de celle que présente l'embryon sans diapause âgé de huit jours à 25°C.

Par ailleurs, il a été précisé qu'au moment de son entrée en diapause, l'embryon univoltin possède un corps sub-œsophagien dont la structure diffère notablement de celle qu'on observe chez l'embryon polyvoltin. Mais les différences notées en particulier au sein du cytoplasme de cet organe, n'existent plus lorsque l'embryon a séjourné à basse température pendant une période assez longue.

Enfin la mise en évidence d'un gradient antéro-postérieur de réapparition des divisions nécléaires, semble postuler l'existence d'une substance particulière — inductrice de mitoses — qui pourrait être une hormone de croissance. Il serait alors possible que la reprise du développement embryonnaire chez le criquet univoltin puisse s'opérer sous l'impulsion de processus endocriniens semblables à ceux qui ont été exposés par Wigglesworth (1936-1948) et expérimentalement démontrés par Williams et son École (1947-1955). Toutefois, Jones (1956) conclut de ses recherches sur l'œuf en diapause de *Locustana pardalina* qu'aucun organe endocrine organisé ne participe à l'apparition des mitoses au moment de la reprise du développement embryonnaire (1). Pour cet auteur, c'est la forte hydratation de l'œuf en fin de diapause qui serait à l'origine de la multiplication cellulaire (2). L'augmentation de la tension des tissus de l'embryon, provoquée par l'absorption d'eau, exciterait le système nerveux, lequel, en retour, pourrait amorcer l'activité mitotique selon une réaction suggérée dès 1934 par Wigglesworth. Il est bien évident que ce qu'on connaît des conditions dans lesquelles s'effectue la réactivation de l'œuf du criquet migrateur univoltin, ne permet pas d'accepter l'hypothèse de Jones. Enfin, comme le fait jus-

(1) The evidence therefore converges convincingly in support of the conclusion, that in the embryo of *pardalina* there was no participation of organized endocrine tissue in the initiation of mitosis at the end of diapause (page 182).

(2) The inference to be drawn from these observations is that the cells at the end of diapause in the locust egg are competent to proceed with differentiation and growth, and they will do so if suitably stimulated. The effectiveness of wetting in terminating quiescence in the egg of *pardalina* may beexplained in terms of a stretching of the cells, due to the uptake of water, stimulating the nervous system which in turn is responsible for inducing further progress in growth. In view of the stretching of Rhodnius in feeding being necessary for stimulating the afferent nerves to produce the same effect (Wigglesworth 1934) the above explanation is a plausible one (page 183).

tement remarquer ANDREWARTHA [1] (1952), la « théorie hormonale » ne concerne que les derniers stades de la diapause. Elle n'explique pas comment les cellules neurosécrétrices des individus en diapause demeurent inactives, au contraire de ce qui se passe chez les individus sans diapause.

Dans le cas présent, de nouvelles expériences sont nécessaires pour vérifier l'hypothèse d'un déterminisme hormonal du développement de post-diapause, et expliquer le comportement différent des œufs polyvoltins.

VI. — ÉTUDE DE LA BLASTOCINÈSE

Selon WHEELER (1893) on peut reconnaître deux déplacements de l'embryon dans l'œuf de *Xyphidium*. Le premier — *Anatrepsis* — est ascendant. L'embryon, dont la tête est orientée vers le pôle postérieur de l'œuf, recule en direction de la région antérieure. Le second — *Katatrepsis* — est descendant, en sorte que l'embryon avance vers le pôle antérieur de l'œuf. Entre ces deux déplacements, l'embryon bascule sur lui-même et inverse son orientation dans l'œuf. L'ensemble de ces mouvements constitue le phénomène de la *blastokinesis* de WHEELER. Par extension, ce terme peut intégrer tous les changements de position que présente l'embryon, à l'intérieur de l'œuf, y compris ceux qui résultent exclusivement de sa croissance (JOHANNSEN et BUTT, 1942, STEELE (1942). Cependant, plusieurs auteurs, parmi lesquels SLIFER (1932 *a*), GRANDORI (1932), IMMS (1934), ROONWAL (1937), limitent le phénomène au seul retournement ou mouvement de bascule qu'exécute l'embryon à un certain moment de sa vie. C'est dans ce sens restreint que le terme *blastokinesis* (ou blastocinèse) est pris dans le présent travail.

Il existe différentes descriptions et interprétations de la blastocinèse même lorsque son étude est limitée aux Exopterygotes, chez qui le changement d'orientation de l'embryon est toujours très marqué.

WHEELER (1893) paraît avoir été le premier à observer *in vitro*, le comportement de l'embryon et la destinée des enveloppes embryonnaires au cours de la blastocinèse. Il note que ce phénomène a lieu au printemps chez *Xyphidium* lorsque la température se relève. Quand la tête de l'embryon est parvenue au voisinage du pôle postérieur de l'œuf, la partie de l'amnios qui la recouvre fusionne avec l'« *Indusium interne* ». Puis, une fente se produit dans la zone de fusion des deux enveloppes embryonnaires par laquelle la tête commence à sortir tandis que s'écoule un liquide semblable à du sérum. Ce liquide pourrait fonctionner, selon WHEELER, comme lubrifiant, et faciliter les mouvements de l'embryon pendant la blastocinèse.

[1] The hormone theory is concerned only with the final stages of diapause. It offers no explanation of how the neuro-secretory cells of the diapausing individual come to remain while those of its

Imms (1929), pense que chez l'œuf de *Calopteryx*, l'embryon change de position alors que les membranes extra-embryonnaires sont profondément altérées. La séreuse se contracte en s'épaississant et entraîne tout le vitellus vers le pôle antérieur de l'œuf. Il en résulte, selon l'auteur, une augmentation de pression qui, ajoutée à la croissance propre de l'embryon, cause une déchirure de l'amnios au point où celle-ci s'était soudée à la séreuse. Comme cette dernière continue à se contracter, la tête de l'embryon sort par la fente pratiquée dans l'amnios, bascule dorsalement et vient s'orienter vers le pôle antérieur. Le reste du corps suit la tête dans son mouvement, et l'embryon reprend sa position ventrale originale à l'intérieur de l'œuf.

En partant des observations faites par Nelsen (1931) sur l'œuf de *Melanoplus differentialis* dépourvu mécaniquement de sa cuticule opaque, Slifer (1932 *a*) s'attache à décrire *in vivo* le déroulement des événements qui marquent la blastocinèse. Au moment d'entreprendre son changement d'orientation, l'embryon atteint à peine la moitié de l'œuf. La tête, le thorax, l'abdomen ainsi que les appendices céphaliques et thoraciques sont parfaitement différenciés. Cependant la face dorsale de l'embryon s'ouvre librement sur le vitellus. La séreuse est accolée à la cuticule transparente de l'œuf, tandis que l'amnios, étroitement appliqué contre la face ventrale de l'embryon n'est que difficilement discernable. Un liquide vient s'accumuler au pôle postérieur de l'œuf dans l'espace compris entre la séreuse et la cuticule. Sous sa poussée, la séreuse se déplace vers l'intérieur de l'œuf et forme un trabécule appelé « connecting cord » par l'auteur. Le trabécule s'étire de plus en plus et finit par se détacher du pôle postérieur. La séreuse vient, de cette façon, se plaquer doucement contre la tête de l'embryon et fusionne avec l'amnios juste en avant de la région céphalique. Pendant ce temps des ondes de contraction commencent à parcourir les parois latéro-dorsales de l'embryon. Elles deviennent progressivement plus régulières et plus puissantes. Ces ondes de contractions poussent l'extrémité céphalique de l'embryon contre les enveloppes embryonnaires. Une déchirure se produit à travers laquelle la tête s'engage lentement. Chaque pulsation fait avancer l'embryon et la blastocinèse peut être exécutée en une demi-journée à 33°C. Slifer nie toute contraction de la séreuse. Elle fait remarquer qu'au cas où un tel processus existerait, la masse vitelline serait écrasée dorsalement, selon un plan perpendiculaire à la direction dans laquelle agit la force. Or, constate l'auteur, c'est exactement le contraire qui se produit. Il rapporte en outre un cas qui lui paraît intéressant à signaler : bien que le trabécule ne se soit pas détaché du pôle micropylaire, l'embryon parvient à terminer presque complètement sa blastocinèse. Enfin, Slifer observe que, pendant toute la durée de la blastocinèse, l'embryon ne présente qu'un développement très faible.

Dans son étude précise de l'embryogénèse du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides*, Roonwal aborde également le problème de la blastocinèse. Deux à trois jours avant le début du phénomène, la face dorsale de l'embryon est animée de « mouvements péristaltiques » qui prennent naissance à l'extrémité abdominale et qui se dirigent vers la tête. Sous l'action de ces pulsations, la tête vient cogner contre les membranes extra-embryonnaires, et parvient à les rompre. L'embryon effectue ensuite sa révolution sous la voûte caudale de l'œuf. Au cours des dernières étapes de la blastocinèse, l'abdomen se contracte fortement et l'embryon prend une allure trapue.

Les observations plus récentes de Steele (1942) et Brookes (1953) qui portent respectivement sur les œufs d'*Austroicetes cruciata* et de *Gryllulus commodus*, concordent avec la description que donne Slifer de la blastocinèse.

En résumé, tous les auteurs s'accordent sur l'accumulation d'un « liquide » au pôle postérieur de l'œuf. Ils lui attribuent, par contre, des conséquences différentes. De même, ils constatent tous la rupture des membranes extra-embryonnaires dans la région céphalique de l'embryon, mais les mécanismes impliqués peuvent être de deux types : ou bien, c'est essentiellement sous l'action des pulsations de l'embryon que l'amnios et la séreuse se rompent (Slifer, 1932, Roonwal, 1937, Steele, 1942, Brookes, 1953), ou bien la déchirure est provoquée mécaniquement par la conjugaison des forces de contraction de la séreuse et de croissance de l'embryon Ayers (1884), Imms (1929), Wheeler (1893).

Enfin le mouvement de bascule serait dû soit à l'activité propre de l'embryon, soit à la contraction de la séreuse.

Comme chez le criquet migrateur univoltin, la blastocinèse est étroitement associée à la reprise effective du développement des œufs primitivement en diapause, j'ai été naturellement amené à étudier ce problème. Les observations *in vivo* et *in vitro* sont faites en vue de donner une description aussi exacte que possible des mouvements que présente l'embryon. Elles conduisent à reconnaître deux étapes qui se succèdent sans interruption. La première correspond à une *phase préparatoire*. Elle aboutit à la rupture des enveloppes embryonnaires au niveau des ébauches oculaires. Au cours de la seconde étape, l'embryon quitte ses enveloppes protectrices et bascule sur lui-même de 180°. C'est la blastocinèse dans son sens le plus restreint et qui est appelée ici : *version de l'embryon*.

1. — Phase préparatoire.

Elle débute avec l'incubation complémentaire de l'œuf primitivement en diapause et peut être assimilée dans la majorité des cas à la période de reprise du développement. Cet épisode de la vie de l'œuf univoltin est

détaillé ailleurs, je me bornerai par conséquent à en rappeler les principaux événements.

On assiste tout d'abord à une modification de la structure du vitellus situé dans la région postérieure de l'œuf. La séreuse se décolle de la cuticule sus-jacente avec formation d'un trabécule. Pendant ce temps, un liquide passe à travers la séreuse et vient s'accumuler entre celle-ci et la cuticule de la région postérieure de l'œuf. Le trabécule s'étire et se détache du pôle caudal, pour se résorber ensuite. La séreuse vient de la sorte s'accoler à l'amnios et fusionne avec lui au-dessus de la région céphalique embryonnaire. L'embryon recule légèrement et atteint la moitié antérieure de l'œuf. Son augmentation de volume, d'abord faible, devient considérable au cours des troisième et quatrième jours. Les ébauches oculaires, devenues énormes, ne tardent pas à passer au travers de l'amnios et de la séreuse. Leur grand axe n'est plus parallèle à l'axe de symétrie de l'embryon. Il lui est maintenant sensiblement perpendiculaire. Le changement d'orientation du grand axe des yeux annonce la courbure céphalique qui marque le début du mouvement de bascule effectué par l'embryon pour inverser sa position dans l'œuf. Entre temps, les pulsations sont apparues.

Il reste évidemment à dégager les mécanismes qui règlent les modifications exposées ci-dessus. Trois causes immédiates peuvent être mises en évidence.

a) Les transformations propres au vitellus tiennent probablement à l'activité métabolique de l'embryon.

Elles commencent seulement à apparaître lorsque la bandelette germinative est bien différenciée et uniquement à son contact. Le vitellus devient moins opaque au fur et à mesure que l'embryon se développe pendant tout l'*Anatrepsis*. En outre, si pendant la diapause aucun changement notable ne peut être discerné, l'incubation complémentaire a pour conséquence de rendre la région postérieure de l'œuf parfaitement translucide. Sur les préparations histologiques, les plaquettes de vitellus font place à une sorte de « *coagulum* ».

On a vu dans les pages qui précèdent que la croissance de l'œuf s'accompagne d'une diminution corrélative de la densité. Toutefois, cette diminution n'intéresse pas également les régions antérieure et postérieure de l'œuf. C'est ce que permet de démontrer l'immersion d'œufs d'âges différents dans des solutions salines de concentration connue, selon la technique proposée par Bodine et Robbie (1943). Immédiatement après la ponte et pendant les trois à quatre jours qui la suivent, l'œuf flotte horizontalement. Par contre la position de l'œuf se rapproche d'autant plus de la verticale que la région postérieure se charge en liquide hyalin. Lors

de la formation puis de la résorption du trabécule, on peut admettre que c'est ce « liquide hyalin » qui traverse la séreuse pour s'accumuler sous la cuticule de l'œuf. La région postérieure possède ainsi une densité inférieure à la région antérieure où subsiste le vitellus compact.

b) Rétraction de la séreuse.

Ce phénomène a déjà été observé sur l'œuf de *L. m. migratorioides* au cours de la blastocinèse (Roonwal, 1937). L'examen des figures de la planche X montre clairement qu'il en va de même chez *L. m. gallica*.

L'existence d'une fraction de vitellus de faible densité dans la partie postérieure de l'œuf, permet de comprendre que la contraction de la séreuse commence à se manifester de préférence dans cette région. Lorsque la rupture des enveloppes extra-embryonnaires a eu lieu, la séreuse continue à se rétracter en prenant appui sur la masse de vitellus compact qui remplit toute la région antérieure de l'œuf. Attachée dorsalement à la tête de l'embryon, elle peut ainsi entraîner ce dernier dans un mouvement de bascule (planche XII).

c) Croissance de l'embryon.

L'augmentation de taille de l'embryon est naturellement difficile à observer *in vivo* (planche X, fig. 1 à 4). Toutefois la comparaison des images histologiques (planches I à IV) montre que la croissance affecte plus particulièrement les parois latérales de la bandelette germinative. En prenant la précaution de détruire la paroi dorsale provisoire, on peut obtenir un étalement quasi-total de l'embryon sur lame porte-objet (planche XI). Il ne reste plus alors qu'à reproduire rapidement, à la chambre claire et sous un grossissement donné, les contours de l'embryon, puis à mesurer au planimètre la surface qu'ils limitent (tableau XXXII, p. 224).

Il apparaît que l'augmentation de la surface est faible pendant tout le temps que l'embryon met pour terminer son mouvement ascendant dans l'œuf. Par contre entre ce stade et celui qui correspond à la rupture de l'amnios et de la séreuse, la croissance embryonnaire est très nette.

Enfin, si l'on s'en tient uniquement à la région céphalique, on remarque que le coefficient d'augmentation du diamètre de la tête est de 1,905 entre le moment de la sortie de la chambre froide et l'éclatement des enveloppes protectrices.

Les divers résultats ainsi recueillis sont confirmés par les observations histologiques effectuées pendant cette même période préparatoire

de la blastocinèse. La croissance devient nette lorsque l'activité mitotique reprend.

Afin de compléter les données planimétriques, j'ai cherché à estimer l'augmentation de volume que subit l'embryon. Un petit oncomètre a donc été construit à cet effet. Il s'agit d'une jauge de 380 mm³ qui comprend trois chambres séparées entre elles par deux étranglements. De plus, chaque extrémité de la jauge est effilée et présente un trait de repère.

TABLEAU XXXII

Augmentation de la surface des embryons pendant la période préparatoire à la blastocinèse.

N° des embryons mesurés	Stades (1)			Rapport $\frac{c}{a}$
	a	*b*	*c*	
1	38,5	43,9	66,5	1,727
2	35,25	51,5	63,5	1,801
3	40	47,5	70,25	1,756
Moyenne	37,91	47,63	66,75	1,761

(1) a — Embryon pris à sa sortie de la chambre froide.
b — Embryon parvenu en fin Anatrepsis.
c — Embryon expulsé de l'œuf au moment de la rupture des enveloppes embryonnaires

Le mode opératoire est le suivant :

Les embryons sont d'abord expulsés des œufs, séparés de leurs enveloppes protectrices et transportés dans un tube étroit contenant du liquide de Ringer. Ils sont ensuite aspirés dans l'oncomètre à l'aide d'une petite pompe pneumatique simplement constituée d'un corps de seringue hypodermique. En pratiquant avec précaution, il est possible d'introduire de la sorte une vingtaine d'embryons dans la jauge. Le liquide de Ringer est alors lentement chassé de l'oncomètre de telle manière que l'opération terminée, la jauge ne contienne plus que les embryons appliqués contre les parois. La présence des étranglements facilite la manœuvre. Enfin, on pratique un rapide courant d'air dans la jauge pour éliminer les traces de solution de Ringer qui peuvent être restées fixées contre la paroi de verre ou au voisinage immédiat des embryons.

La jauge, dont l'extrémité inférieure a été obturée par un bouchon de « plastiline » est alors à nouveau remplie de liquide de Ringer à l'aide de la seringue micromètre du type « Agla », munie d'une fine prolonge en verre. La différence entre le volume total de la jauge et le volume qui est lu sur la seringue correspond au volume des embryons.

Des mesures ont été faites à quatre stades différents de la réactivation, soit :

1. — Immédiatement à la sortie de la chambre froide (fig. 1, planche X).

2. — Lorsque l'embryon est en fin *Anatrepsis* (fig. 3, planche X).

3. — Juste avant la rupture des enveloppes protectrices (fig. 4, planche X).

4. — Quand la blastocinèse est terminée (fig. 8 et 9, planche X).

Les résultats obtenus sont les suivants. Entre les stades 1 et 2, les embryons n'augmentent pratiquement pas de volume. Celui-ci est évalué à 1 mm³.

Par contre, le volume double et triple respectivement quand les embryons atteignent les stades 4 (au moment de la rupture des membranes) et 8-9 (blastocinèse terminée).

L'augmentation de volume qui est ainsi vérifiée entre les stades 3 et 9 peut donc agir contre les enveloppes extra-embryonnaires et aider à les rompre.

2. — Version de 180° de l'embryon.

Lorsque les enveloppes embryonnaires se déchirent pour laisser passer l'embryon, la séreuse n'en demeure pas moins soudée à l'amnios. Il en résulte que la partie dorsale de la première membrane protectrice se trouve rattachée à la région céphalo-dorsale de l'embryon par l'intermédiaire d'un reliquat de la seconde. De plus, la séreuse continue à se contracter en prenant appui sur la masse de vitellus dense qui occupe la moitié antérieure de l'œuf. Cette contraction entraîne l'embryon dans un mouvement de bascule, tandis que l'amnios glisse lentement contre sa face ventrale. La courbure, qui est céphalique au début, se déplace progressivement vers l'extrémité abdominale, au fur et à mesure que le mouvement de révolution se poursuit. Cependant, la flexion de l'embryon n'est pas exclusivement le fait des forces de traction libérées par le rétrécissement de la séreuse. Des embryons en « blastocinèse », dont les membranes protectrices ont été enlevées, gardent quand même leur forme arquée. La flexion subsiste encore lorsque la paroi dorsale provisoire est détruite dans sa totalité. Il semble, en dernière analyse, que la courbure observée procède d'une contraction très localisée des parois latérales, et qu'elle se déplace d'avant en arrière au cours du mouvement de bascule qu'exécute l'embryon. Ce n'est là, toutefois, qu'une hypothèse. Ni les observations *in vivo*, ni l'examen de préparations histologiques effectuées à divers moments de la version, n'ont encore permis de dévoiler les mécanismes grâce auxquels une telle contraction pourrait se manifester. La différenciation de cellules musculaires, alors très active, ne suffit évidemment pas à l'expliquer.

Enfin, les ondes systoliques qui parcourent les bords dorsaux des parois latérales de l'embryon facilitent incontestablement les déplacements de ce dernier. Elles ne sont cependant pas indispensables à l'exécution de la version, puisque ce mouvement peut aussi bien être effectué par un embryon incomplètement réactivé et parfaitement inerte. Il faut alors admettre que la blastocinèse peut avoir lieu en dehors de toute intervention active de l'embryon. Mais, dans ce cas, les déplacements, liés exclusivement à la contraction de la séreuse, sont d'une extrême lenteur.

VII. — CONCLUSIONS

De l'ensemble des résultats acquis au cours de cette étude expérimentale concernant le développement embryonnaire de post-diapause du criquet migrateur univoltin, il est possible de dégager les faits précis suivants :

1. — L'incubation complémentaire déclenche à l'intérieur de l'œuf des modifications qui ont laissé croire tout d'abord à une reprise immédiate du développement (Le Berre, 1952). Toutefois, l'étude des quelques œufs qui s'avèrent incapables de terminer leur évolution, indique que les changements de structure notés au cours des quatre premiers jours de l'incubation complémentaire à 25°C ne laisse prévoir un développement complet de post-diapause, que dans le cas où ils précèdent immédiatement la naissance, soit des pulsations dorsales chez les embryons observés *in vivo*, soit des mitoses lorsqu'il s'agit d'un examen *in vitro* des structures histologiques embryonnaires. Ces deux phénomènes — pulsations et mitoses — représentent les deux seuls *criteriums* de la reprise effective du développement. Ils sont ou simultanés ou consécutifs, et dans ce dernier cas, l'ordre d'apparition est indifférent.

2. — En se référant aux récentes monographies relatives au problème de la diapause (Andrewartha, 1952, Lees, 1955) comme le fait Williams (1956), on peut admettre que l'intervalle de temps qui sépare le moment où l'œuf est introduit à 25°C — après un séjour à 8°C ou à 18°C — et le moment où pulsations et mitoses apparaissent, constitue la période *d'initiation du développement de post-diapause* (« initiation of development » des auteurs d'expression anglaise). Elle est seule en effet *à être tributaire de la condition réactivante qui a agi sur l'œuf en état de suspension évolutive*. Lorsque l'élimination de la diapause s'est effectuée dans les meilleures conditions (soit par une incubation initiale à 18°C d'une durée de 60 jours, soit par une alternative de chaud (60 jours à 25°C) et de froid (60 jours à 8°C), la durée de cette période initiatrice est minimum et ne dépasse pas quatre à cinq jours. Les éclosions sont observées alors que la durée totale de l'incubation complémentaire à 25°C atteint 20 jours (tableau XX, p. 174). Par contre, on sait que les œufs

placés pendant 60 jours à 21°C après une incubation initiale à 25°C de même durée, demandent en moyenne 31 jours pour éclore à 33°C, alors que 10 à 11 jours suffisent lorsque la condition thermo-réactivante est favorable (tableaux VII et VIII, p. 143 et 146). Dans cet exemple, ce n'est pas l'ensemble du développement de post-diapause qui subit un ralentissement général, mais la seule période d'initiation comme le montre l'examen détaillé des œufs en expérience. C'est d'ailleurs, à une même conclusion que conduit l'étude des œufs dont la réactivation est assurée par simple élévation de la température d'incubation initiale (tableau X p. 149).

3. — Comme le remarque WILLIAMS (1956), la période d'*Initiation* se caractérise par une augmentation progressive de la consommation d'oxygène. Celle-ci triple avant que les tissus embryonnaires reprennent leur activité mitotique.

En outre, c'est seulement après avoir exécuté leur version de 180° au pôle postérieur de l'œuf qu'embryons à diapause et embryons sans diapause présentent d'identiques besoins en oxygène. Ainsi, *la déficience respiratoire primitive de l'œuf univoltin, observée pendant toute la période de prédiapause, disparaît en même temps que l'état de diapause lui-même.* L'œuf univoltin acquiert pendant son état de suspension évolutive des potentialités embryodynamiques absolument semblables à celles que possède l'œuf sans diapause (fig. 20, p. 217). C'est là l'une des manifestations caractéristiques de *l'évolution physiologique* qui intéresse la période de repos obligatoire.

4. — Lorsque l'état de diapause s'est trouvé convenablement éliminé, l'évolution de post-diapause dépend essentiellement de l'élévation de la température ambiante. Dans le cas contraire d'un état de diapause persistant, ou bien la reprise du développement est seulement différée, ou bien elle est purement et simplement ajournée jusqu'à ce qu'une nouvelle exposition à basse température intervienne. *Mais d'une façon générale, l'hydratation préalable de l'œuf, en fin de diapause, ne constitue jamais qu'un phénomène accessoire de la réactivation.*

5. — L'apparition des mitoses qui marque le vrai début du développement de post-diapause est précédée d'une certaine activité différenciatrice des tissus embryonnaires. Celle-ci peut même être seule à exister, lorsque l'état de diapause n'est pas totalement éliminé, ce qui donne lieu à une reprise incomplète du développement. L'examen des embryons capables — ou non — de reprendre effectivement leur organogénèse permet donc de séparer l'activité différenciatrice de l'activité mitotique, sans donner pour autant la raison d'une telle disjonction de deux phénomènes normalement associés et qui sont contrôlés par une même substance hormonale (WIGGLESWORTH 1942, WILLIAMS, 1950, JONES, 1950). On a vu, antérieurement, qu'une disjonction semblable existe au moment de

l'entrée en diapause de l'embryon, puis au cours de toute la période de repos lorsque la température est égale ou supérieure à 25°C. En outre, ce sont toujours les mêmes tissus embryonnaires qui se modifient en l'absence de toute croissance réelle. Néanmoins, il n'est pas certain que ces différenciations — observées à divers moments de la diapause — répondent à des processus physiologiques identiques. De nouvelles recherches sont nécessaires pour éclaircir ce dernier point.

6. — Le phénomène de la blastocinèse *sensu-stricto*, fait suite à la période d'initiation du développement embryonnaire de post-diapause. Les mécanismes impliqués sont de deux sortes. Les uns provoquent le mouvement de bascule qu'exécute l'embryon au pôle postérieur de l'œuf. Ils comprennent l'augmentation de volume que présente l'embryon pendant la période d'initiation, la rétraction graduelle de la séreuse, enfin la tétanie localisée au niveau des ébauches pleurales et qui se déplace d'avant en arrière en même temps que l'embryon progresse dans sa version. Les autres mécanismes facilitent le mouvement de bascule. Il s'agit du liquide amniotique qui remplit toute la région postérieure de l'œuf, et des pulsations qui animent le bord des parois latéro-dorsales de l'embryon.

Il reste évidemment à préciser les raisons d'un tel déplacement de l'embryon au sein de l'œuf.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le présent travail est consacré à l'étude biologique du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. Il m'a permis de compléter les connaissances relatives au cycle évolutif des *Locusta* de la faune française, et de préciser quelques points particuliers au problème de la diapause embryonnaire. La discussion des résultats et leur confrontation avec les données d'autres auteurs m'ont amené à dégager une série de faits précis au terme de chaque chapitre. Il reste à dresser un bilan rapide de ce qui peut être considéré comme nouvellement acquis.

1. — Les *Locusta* récoltés dans diverses localités de France et mis en élevage au laboratoire dans des conditions absolument identiques pour tous, présentent une très grande hétérogénéité biologique. Toutefois, si l'on se réfère aux caractères de leur cycle évolutif, on peut admettre comme un fait bien établi la distinction actuelle des trois biotypes *Locusta migratoria* L. de Palavas, *L. m. Cinerascens* Fab. et *L. m. gallica* Rem.

2. — Les caractères diapause et non diapause sont transmis héréditairement, mais de façon différente selon la température d'incubation et le sens du croisement. Si l'incubation a lieu à 25°C, le voltinisme des œufs hybrides est toujours du type maternel. Si l'incubation se déroule à 33°C, une descendance embryologiquement très hétérogène apparaît.

3. — Une fraction des œufs pondus par le criquet de Palavas, ou issus de croisement entre individus polyvoltins (*L. m. cinerascens*) et individus univoltins (*L. m. gallica*) est caractérisée par un état de repos dont l'apparition est fonction de la condition thermique de l'incubation initiale. Selon la terminologie de Steinberg et Kamensky (1930) reprise par Lees (1955), il s'agit là, d'un exemple de diapause facultative, qui s'oppose aux cas de diapause vraie et de diapause intermédiaire qui sont observés chez les œufs de *L. m. gallica*. Il apparait ainsi que le criquet migrateur récolté en France, possède naturellement une très grande diversité d'expression du phénomène de diapause.

4. — La température d'incubation initiale intervient fortement sur l'installation de l'état de repos.

Dans le cas d'une diapause facultative, le type de développement embryonnaire n'est pas fixé d'emblée chez l'œuf fraichement pondu. Il existe une période de grande plasticité physiologique au cours de laquelle le voltinisme peut être aisément modifié. Mais passé trois jours à 33°C, ou dix jours à 25°C, l'œuf se trouve engagé de façon irrévocable soit vers un type de développement continu, soit vers un type de développement discontinu.

Dans le cas d'une diapause vraie, la température d'incubation initiale s'avère incapable d'inhiber l'entrée en diapause de l'œuf. Elle agit par contre sur l'intensité de l'état de diapause. On constate que la réactivation de l'œuf est obtenue d'autant plus aisément que la température d'incubation initiale est voisine du seuil thermique inférieur de développement.

Si l'on entend par *évolution de la diapause* la série de modifications internes que subit l'œuf univoltin avant de retrouver tout son dynamisme évolutif, il peut être admis que la durée de cette évolution est inversement proportionnelle à la vitesse de développement qui est observée pendant la phase active de prédiapause. Cela signifie, en outre, qu'il y a élimination progressive et non rupture brusque de l'état de repos.

Par ailleurs, la notion de réceptivité aux traitements thermo-réactivants a pu être précisée à la suite d'une analyse rigoureuse des résultats expérimentaux.

5. — Il est possible de raccourcir de façon considérable, au laboratoire, la durée du cycle évolutif du criquet migrateur univoltin, en utilisant pour l'incubation initiale une condition thermique modérée égale ou inférieure à 21°C. La reprise du développement embryonnaire est alors obtenue par simple élévation de la température, sans avoir à laisser les œufs séjourner en chambre froide. Mais en augmentant de la sorte, le nombre des générations annuelles d'un insecte naturellement univoltin, on diminue graduellement son pouvoir reproducteur. Par une analyse statistique appropriée des résultats d'expérience, on démontre que le séjour

à basse température (8°C par exemple) a pour effet d'élever de façon considérable le coefficient de reproduction de criquets en élevage.

Dans la recherche des causes qui sont susceptibles de provoquer une surpopulation, et, par voie de conséquence, la grégarisation et la migration du criquet *L. migratoria*, il apparaît ainsi que le phénomène d'hivernation constitue un facteur à ne pas négliger.

6. — Pendant toute la durée de la période active prédiapause, l'œuf univoltin se distingue de l'œuf polyvoltin par une température optimum d'incubation initiale moins élevée, un développement plus lent, une activité mitotique plus faible, et des exigences en oxygène réduites. On peut même conclure à une déficience respiratoire de l'œuf univoltin.

Par la suite, lorsque l'état de diapause a été convenablement éliminé et que le développement embryonnaire reprend, l'œuf univoltin ajuste progressivement son dynamisme à celui de l'œuf polyvoltin. On peut dire que le phénomène de blastocinèse une fois terminé, les deux types d'œufs présentent une évolution en tous points identiques. La période de repos a donc eu, entre autres conséquences, celle de faire disparaître la déficience originelle de l'œuf univoltin.

7. — L'embryon en diapause peut être assimilé à un ensemble de tissus en culture qui se trouverait momentanément privé de ses substances de croissance. On note tout d'abord une « *activité mitotique résiduelle* », à laquelle succède une « *activité différenciatrice résiduelle* ». Mais la disparition des mitoses n'affecte pas uniformément toutes les régions de l'embryon, elle a lieu selon un gradient antéro-postérieur qui laisse supposer l'existence d'un tissu ou d'un organe céphalique formateur d'hormone de croissance. Pareillement, la différenciation résiduelle n'intéresse pas de la même manière tous les tissus. C'est surtout le mésoblaste des parois latérales de l'embryon qui subit l'involution la plus forte, ce qui est à l'origine de monstruosités internes plus ou moins accusées.

Lors de la reprise du développement d'œufs imparfaitement réactivés, on assiste par ailleurs à une disjonction inattendue de deux phénomènes généralement soumis à une même activité hormonale. Il s'agit de la multiplication et de la différenciation cellulaire.

8. — Enfin, l'étude expérimentale du phénomène de blastocinèse conduit à définir une phase préparatoire qui correspond, chez l'embryon à diapause, à la période d'initiation du développement. En outre, diverses causes du mouvement de bascule qu'exécute l'embryon au pôle postérieur de l'œuf sont mises en évidence et étudiées. Il y a lieu de citer en particulier la croissance ainsi que les pulsations latéro-dorsales de l'embryon, la rétraction de la séreuse, l'écoulement du liquide amniotique, la tétanie très localisée qu'on observe au fur et à mesure du déroulement de la blastocinèse.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABELOOS (M.). — Diapause larvaire et éclosion chez le Coléoptère *Timarcha tenebricosa* FAB. *C. R. Ac. Sci.*, **200**, 2112-2114, 1935.

ABELOOS (M.). — Sur la biologie de l'hibernation des *Timarcha* (Col. Chrysomelides). *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 511-513, 1937.

ABELOOS (M.). — Diapause embryonnaire inconstante chez le Coleoptère *Timarcha violacea nigra* de GEER. *C. R. Ac. Sci.*, **212**, 722-724, 1941.

AGRELL (I.). — Thermal adjustement and respiratory metabolism. *Arkiv. Zool.*, **39**, 1-48, 1947.

AGRELL (I.). — The diapause problem. *Ann. Biol.*, **27**, 127-135, 1951.

AGUILAR (J. d'), CHOPARD (L.) et REMAUDIÈRE (G.). — Captures remarquables de Criquets migrateurs (*Locusta migratoria* L.) de la phase grégaire, faites isolément en France en 1436. *C. R. Ac. Sci.*, **224**, 161-162, 1947 *a*.

AGUILAR (J. d'), CHOPARD (L.) et REMAUDIÈRE (G.). — Précisions sur les captures de criquets migrateurs grégaires en 1946. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **52**, 8-9, 1947 *b*.

ALBRECHT (F.). — La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* FORSK. et *Nomadacris septemfasciata* SERV. ; la mue d'ajustement. Thèse doctorat d'Université, Paris, 1955.

ANDERSEN (K. T.). — Der Einfluss der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit auf die Dauer der Eizeit. I. Beitrag zur einer exacten Biologie des linierten Graurüsslers (*Sitona lineata* L.). *Z. Morph. Oekol., Tiere*, **17**, 649-676, 1930.

ANDREWARTHA (H. G.). — Diapause in the eggs of *Austroïcetes cruciata* SAUSS. (*Acrididae*) with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. *Bull. Ent. Res.*, **34**, 1-13, 1943.

ANDREWARTHA (H. G.). — The influence of temperature on the elimination of diapause from the eggs of the race of *Austroïcetes cruciata* SAUSS. (*Acrididae*) occuring in Western Australia. *Aust. J. Biol. Med. Sci.*, **22**, 17-20, 1944.

ANDREWARTHA (H. G.). — Some differences in the physiology and ecology of Locusts and Grasshoppers. *Bull. Ent. Res.*, **35**, 379-389, 1945.

ANDREWARTHA (H. G.). — Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.*, **27**, 50-107, 1952.

ANDREWARTHA (H. G.) and BIRCH (L. C.). — The distribution and abundance of Animals. Pt 2, chap. 4 « Diapause » p. 55-81. Univ. of Chicago Press, Chicago, 782 p., 1954.

ARBUTHNOTT (K. D.). — Strains of European Corn Borer in the United States. *U. S. D. A., Techn. Bull.*, **869**, 20 p., 1944.

ASHBEL (R.). — Sul ricambio gassoso della uova di bachi da seta (*Bombyx mori* L.). *Protoplasma*, **11**, 97, 1930.

ASHBEL (R.). — Sul ricambio gassoso della uova di bachi da seta (*Bombyx mori* L.). II. *Protoplasma*, **15**, 177, 1932.

BABCOCK (K. W.). — Environmental studies on the European Corn-borer, *Pyrausta nubilalis* HUBN. *J. Ec. Ent.*, **17**, 120-125, 1924.

BABCOCK (K. W.). — The European Corn-borer (*Pyrausta nubilalis* HUBN.). I. A discussion of its dormant period. *Ecology*, 8, 45-59, 1927 *a*.

BABCOCK (K. W.). — The European Corn-borer, (*Pyrausta nubilalis* HUBN.). II. A discussion of its seasonal history in relation to various climates. *Ecology*, **8**, 177-193, 1927 *b*.

Baker (F. C.). — The effect of photoperiodism on resting treehole mosquito larvae. *Canad. Ent.*, **67**, 149-153, 1935.

Banks (C. J.). — The absorption of water by the eggs of *Corixa punctata* Illig (Hemipt. *Corixidae*) under experimental conditions. *J. Exp. Biol.*, **26**, 131-136, 1949.

Bataillon (E.) et Su (T.). — Maturation, fécondation et polyspermie chez l'œuf de *Bombyx mori*. *C. R. Ac. Sci.*, **186**, 338-340, 1928.

Bataillon (E.) et Su (T.). — Etudes analytiques et expérimentales sur les rythmes cinétiques dans l'œuf (*Hyla arborea, Paracentrotus lividus, Bombyx mori*). *Arch. Biol. Liège*, **40**, 439-540, 1930.

Bataillon (E.) et Su (T.). — Les processus cinétiques dans l'œuf de *Bombyx mori*. (Fécondation normale ; parthénogénèse ; activation polyvoltinisante ; dissociation expérimentale des rythmes). *Arch. Anat. micr.*, **29**, 285-372, 1933.

Birch (L. C.). — The influence of temperatures above the developmental zero on the development of the eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss. (*Orthoptera*). *Aust. J. exp. Biol. med. Sci.*, **20**, 17-25, 1942.

Bodenheimer (F. S.). — Arrested development and arrested activity in insect life. *C. R. IX^e Congr. Intern. Ent. Amsterdam* 1951 : 21-40, 1952.

Bodenheimer (F. S.) and Shulov (A.). — Egg development and diapause in the Moroccan Locust (*Dociostaurus maroccanus* Thnb.). *Bull. Res. Coun. Israel*, I, 59-75, 1951.

Bodine (J. A.). — Hibernation in Orthoptera. I. Physiological changes during hibernation in certain Orthoptera. *J. Exp. Zool.*, **37**, 457-476, 1923.

Bodine (J. A.). — Physiology of the Orthoptera. *Biol. Bull.*, **48**, 79-82, 1925.

Bodine (J. A.). — Insect metabolism. *Biol. Bull.*, **55**, 395-403, 1928.

Bodine (J. A.). — Factors influencing the rate of respiratory metabolism of a developing egg. (Orthoptera). *Physiol. Zool.* **2**, 459-482, 1929.

Bodine (J. A.) and Robbie (W. A.). — Physiological characteristic of the diapause grasshopper egg (*Melanoplus differentialis* Thos.). I. The stability of the diapause condition. *Physiol. Zool.*, **13**, 391-397, 1940.

Bodine (J. A.) and Robbie (W. A.). — Physiological changes of diapause grasehopper egg (*Melanoplus differentialis* Thos .). II. Changes in density and weight, during the development. *Physiol. Zool.*, **16**, 279-287, 1943

Boell (E. J.). — Respiratory quotients during embryogenic development (Orthoptera). *J. Cell. Comp. Physiol.*, **6**, 369-385, 1935.

Bonnemaison (L.). — Arrêts de développement et diapause. *Ann. Epiph.* **11**, 19-56, 1945.

Bonnemaison (L.). — Morphologie et biologie de la Punaise ornée du Chou (*Eurydema ventralis* Kol.). *Ann. I. N. R. A., ser. C. Epiph.*, **2**, 127-272, 1952.

Bonnemaison (L.) et Missonnier (J.). — Recherches sur le déterminisme des formes estivales ou hivernales et de la diapause chez le Psylle du poirier (*Psylla pyri* L.). *Ann. I. N. R. A., ser. C. Epiph.*, **6**, 457-528, 1955.

Brookes (A. M.). — The morphological development of the embryo of *Gryllulus commodus* Walk. (*Orthoptera* : *Gryllidae*). *Trans. Roy. Soc. S Aust.*, **75**, 150-159, 1952.

Browning (T. O.). — The influence of temperature on the rate of development of Insects, with special reference to the eggs of *Gryllulus commodus* Walker. *Aust. Journ. Scient. Res.* (B), **5**, 96-111, 1952 *a*.

Browning (T. O.). — The influence of temperature on the completion of diapause in the eggs of *Gryllulus commodus* Walker. *Aust. Journ. Scient. Res.* (B), **5**, 112-127, 1952 *b*.

Browning (T. O.). — On the rate of completion of diapause development at constant temperatures in the eggs of *Gryllulus commodus* Walker. *Aust. Journ. Scient. Res.* (B), **5**, 344-353, 1952 *c*.

Browning (T. O.). — The influence of temperature and moisture on the uptake and loss of water in the eggs of *Gryllulus commodus* Walker. (*Orthoptera, Gryllidae*). *J. Exp. Biol.*, **30**, 104-115, 1953.

Bucklin (D. H.). - Termination of diapause in grasshopper embryos cultured *in vitro*. *Anat. Rec.*, **117**, 539, 1953.

Burdick (H. C.). — The effects of exposure to low temperature on the developmental time of embryos of the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Physiol. Zool.*, **10**, 156-170, 1937.

Busnel (G.). — Études physiologiques sur le *Leptinotarsa decemlineata* Say. Le François, Paris, 207 p., 1939.

Charin (N.). — Ueber die *in vitro* Kulturen der Insektengewebe (en russe avec résumé allemand). *Trav. Inst. Rech. Sci. Univ.*, Voronege, **4**, 103-123, 1930.

Chauvin (R.). - Physiologie de l'Insecte : Hibernation et diapause. (Traité de Physiologie de l'Insecte, 515-520), 1949.

Cheu (S. P.). Changes in the fat and protein content of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* R et F. *Bull. Ent. Res.*, **43**, 101-109, 1952.

Chopard (L.). — Biologie des Orthoptères : cycle annuel (Encyclopédie entomologique, Lechevalier, Paris, 258-264), 1938.

Christophers (S. R.). — Structure of the *Culex* egg and egg-raft in relation to function (Diptera). *Trans. R. ent. Soc. London*, **95**, 25-34, 1945.

Church (N. S.) and Salt (R. W.). — Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* Say. (*Orthoptera, Acrididae*). *Canad. Journ. Zool.*, **30**, 173-184, 1952.

Cousin (G.). - Étude expérimentale de la diapause des Insectes. *Suppl. Bull. Biol. Fr. et Belg.*, nº 15, 341 p., 1932.

Danilyevsky (A. S.). — Photoperiodic reactions of insects in conditions of artificial illumination (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.* (N. S.), **60**, 481, 1948.

Dawson (R. W.). — The problem of voltinism and dormancy in *Telea polyphemus*. *J. Exp. Zool.*, **59**, 87-131, 1931.

Detinova (T. S.). — On the influence of the gland of internal secretion upon the ripening of the gonads and the imaginal diapause in *Anopheles maculipennis* (en russe). *Zool. Zhurn.*, **24**, 291-298, 1945.

Dickson (R. C.). — Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **42**, 511-537, 1949.

Dickson (R. C.) and Sanders (E.). — Factors inducing diapause in the oriental fruit moth. *J. Ec. Ent.*, **38**, 605-606, 1945.

Ditman (L. P.), Weiland (G. S.) and Guill (J. H.). — The metabolism of the earworm. III. Weight, water and diapause. *J. Ec. Ent.*, **33**, 282-295, 1940.

Duclaux (C. E.). - De l'influence du froid de l'hiver sur le développement de l'embryon du Ver à soie et sur l'éclosion de la graine. *C. R. Ac. Sci.*, **69**, 1021-1022, 1869.

Duclaux (C. E.). - De l'action physiologique qu'exercent sur les graines de vers à soie des températures inférieures à zéro. *C. R. Ac. Sci.*, **83**, 1049-1051, 1876.

Fisher (I.) und Gottschewski (G.). - Gewebekultur bei *Drosophila*. *Naturwiss.*, **27**, 391-392, 1939.

Foa (A.). — Osservazioni ed esperienze sue bivoltinismo del baco da seta. *Ann. R. Ist. sup. Ag. Portici*, ser. III, **2**, 1-150, 1927.

Fukuda (S.). — Alteration of voltinism in the silkworm by decapitating the pupa. *Zool. Mag. Japan*, **60**, 119, 1951*a*.

Fukuda (S.). - Factors determining the production of non-diapause eggs in the silkworm. *Proc. Japan Acad.*, **27**, 582-586, 1951*b*.

FUKUDA (S.). — The production of the diapause eggs by transplanting the suboesophageal ganglion in the silkworm. *Proc. Japan Acad.*, **27**, 672-677, 1951*c*.

FUKUDA (S.). — Function of the pupal brain and suboesophageal ganglion in the production of non-diapause and diapause eggs in the silkworm. *Annot. Zool. Jap.*, **25**, 149-155, 1952.

FUKUDA (S.). — Determination of voltinism in the univoltine silkworm. *Proc. Japan Acad.*, **29**, 381-384, 1953*a*.

FUKUDA (S.). — Determination of voltinism in the multi-voltine silkworm. *Proc. Japan Acad.*, **29**, 385-388, 1953*b*.

FUKUDA (S.). — Alteration of voltinism in the silkworm following transection of pupal oesophageal connectives. *Proc. Japan Acad.*, **29**, 389-391, 1953 *c*.

GOBEIL (A. R.). — La diapause chez les Tenthrèdes. Parties I et II. *Canad. J. Res.* (D), **19**, 363-416, 1941.

GOLDSCHMIDT (R.). — *Lymantria. Bibliogr. Genet.* II, 1934.

GOLDSCHMIDT (R.). — Physiological genetics. Mc Graw Hill, New York et Londres, 1938.

GRANDORI (R.). — Lo sviluppo embrionale del baco da seta. Memoria III a Sviluppo primaverile fino alla blastocinesi. *Boll. Lab. Zool. Agr. e Bachicolt. R. Just. Sup. Agr. Milano*, 88 p., 1932.

GRASSE (P. P.). — Etude biologique sur le Criquet égyptien (*Orthacantacris aegyptia* L.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **54**, 545-578, 1932.

GRASSE (P. P.). — Notes sur quelques orthoptères français. II. Le cycle annuel des Acridiens. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 45-47, 1924.

GRISON (P.). — Développement sans diapause des chenilles d'*Euproctis phaeorrhaea*. *C. R. Ac. Sci.*, **225**, 1089-1090, 1947.

GUYENOT (E.). — Recherches expérimentales sur la vie aseptique et le développement d'un organisme en fonction du milieu. *Bull. Biol. Fr. et Belgique*, **42**, 31-51, 1917.

GUYENOT (E.). — L'hérédité. 4e ed., Douin, Paris, 726 p., 1948.

HALLAIRE (M.) et NIGON (J.). — Action de la température sur le développement des organismes dans les conditions naturelles. *C. R. Ac. Sci.*, **236**, 230-232, 1952.

HAMILTON (A. G.). — The relation of humidity and temperature to the development of three species of African Locusts: *Locusta migratoria migratorioides* R et F, *Schistocerca gregaria* FORSK, *Nomadacris septemfasciata* SERV. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, **85**, 1-60, 1936.

HAMILTON (A. G.). — Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African Locusts : *Locusta migratoria migratorioides* R et F and *Schistocerca gregaria* FORSK. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, **101**, 1-58, 1950.

HASEGAWA (K.). — Studies on the voltinism in the silkworm, *Bombyx mori* L ; with special reference to the organs concerning determination of voltinism. *J. Fac. Agric. Tottori Univ.*, **1**, 83, 1952.

HELLER (J.). — Chemische Untersuchungen über die Metamorphose der Insektem. III. Mitteilung : Ueber die « subitane » und « latente ». *Entwicklung. Biochem. Z.*, **169**, 208-234, 1926.

HEYMONS (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Gustav FISHER, Jena, 1-136, 1895.

HEYMONS (R.). — Drei neue Arbeiten über Insekten Keimblätter. *Zool. Zentr.*, **12**, 677-690, 1905.

HODSON (A. C.). — Some aspects of the role of water in insects hibernation. *Ecol. Monogr.*, **7**, 271-315, 1937.

HOLMGREN (N.). — *Kgl. Svenska. Vetebskapsakad. Handl.*, **44**, 1-215, 1909.

IMMS (A. D.). — A general textbook of Entomology. 3e éd., Methuen, London, 726 p., 1934.

JHINGRAN (V. G.). — Early Embryology of the desert Locust *Schistocerca gregaria* FORSKAL. (Orthopt. Acrididae). *Rec. Ind. Mus.*, **45**, 181-200, 1949.

JOHANNSEN (O. K.) and BUTT (F. H.). — Embryology of Insects and Myriapods. Mc Graw Hill, New York and London, 445 p., 1941.

JOHNSON (C. S.). — Absorption of water and associated volume changes in eggs of *Notostira erratica* L. *J. Exp. Biol.*, **14**, 413-421, 1937.

JOLY (P.). — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dysticides. *Arch. Zool. Exp. et Gener.*, **84**, 49-164, 1945 *a*.

JOLY (P.). — Les corrélations humorales chez les Insectes. *Ann. Biol.*, **21**, 1-34, 1945*b*.

JONES (B. M.). — Endocrine activity during insect embryogenesis. Function of the ventral head glands in Locust embryos (*Locusta pardalina* and *Locusta migratoria*, Orthoptera). *J. Exp. Biol.*, **33**, 174-185, 1956 *a*.

JONES (B.M .). — Endocrine activity during insect embryogenesis. Control of evenst in development following the embryonic moult (*Locusta migratoria* and *Locusta pardalina*, Orthoptera). *J. Exp. Biol.*, **33**, 685-696-1956*b*.

JOURDHEUIL (P.). — Croissance ovocytaire au cours de la diapause imaginale de *Thersilochus longicornis* THOMS. (Hyménoptère, Ichneumonidae). *C. R. Ac. Sci.*, **240**, 2174-2175, 1955.

JUCCI (C.). — La fecondita nel *Bombyx mori*. *Ann. R. Inst. sup. Agr. Portici* (3), **1**, 42-54, 1925.

KEVAN (D. K.). — The bionomics of the neotropical cornstalk borer *Diatraea lineolata* WLK. (Lep. Pyral.) in Trinidad. *Bull. Ent. Res.*, **35**, 23-30, 1944.

KIYOSHI KATSULI .— Cytologische Studien über die Samenzellen von Seidenraupen. *Bull. Imp. Sericicultural Experiment Station Japan I*, nº 2, Tokyo, 1918.

KNOCKE (E.). — Klima und Nonne. I. Entwicklungsruhre des Embryo. *Arb. biol. Reichsanst. Land-u. Forstw.*, **20**, 193-235, 1932.

KOGURE (M.). — The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Dept. Agric. Kyushu Univ.*, **4**, 1-93, 1933.

KOJANTCHIKOV (I. V.). — Caractères spécifiques de l'hivernation et de la diapause de la Sauterelle asiatique (*Locusta migratoria* L.) et de quelques autres espèces. *Docl. Acad. N. SSSR* 96, 1954.

KOUZNIETSOVA (I. A.). — Modifications du tissu adipeux en rapport avec la photopériode et la diapause des insectes (en russe). *Zool. Zhurn.*, **34**, 532-541, 1955.

LARTCHENKO (K. I.). — Cycle du développement du corps adipeux et son rapport avec la maturation sexuelle et la fécondité de *Loxostege* et *Pieris* (en russe). *Ent. Oboz.*, **27**, nº I et 2, 1937.

LARTCHENKO (K. I.). — Lois de l'ontogénèse des insectes (en russe). Thèse de doctorat, 1950.

LE BERRE (J. R.). — Hétérogénéité biologique des populations du Criquet migrateur des Landes *Locusta migratoria gallica* REM. (*phasis transiens*). *Rev. Zool. Agric. et Appl.*, **50**, 57-62, 1951*a*.

LE BERRE (J. R.). — Action de la température initiale d'incubation sur la diapause embryonnaire du Criquet migrateur des Landes. *C. R. Ac. Sci.*, **232**, 1870-1872, 1951*b*.

LE BERRE (J. R.). — Contribution à l'étude du phénomène de la diapause embryonnaire chez un Acridien *L. m. gallica* REM. (*phasis transiens*). *Trans. IXº Int. Ent. Congr. Amsterdam* 1951, 209-215, 1952*a*.

LE BERRE (J. R.). — Le phénomène de la blastocinèse dans les œufs à diapause de *Locusta migratoria gallica* REM. *C. R. Ac. Sci.*, **234**, 1487-1489, 1952*b*.

LE BERRE (J. R.). — Contribution à l'étude biologique du Criquet migrateur des Landes en élevage, *L. m. gallica* REM. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **87**, 227-273, 1953.

LEES (A. D.). — Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite, *Metatetranychus ulmi* KOCH (Acarina : *Tetranychidae*). *Ann. Appl. Biol.*, **40**, 449-486, 1953*a*.

LEES (A. D.). — The significance of the light and dark phases in the photoperiodic control of diapause in *Metatetranychus ulmi* KOCH. *Ann. Appl. Biol.*, **40**, 487-497., 1953*b*.

LEES (A. D.). — The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge Monogr. in Exp. Biol., **4**, Cambridge Univ. Press, 151 p, 1955.

MAILLOT et LAMBERT. — Traité sur le ver à soie du mürier. Montpellier, 1906.

MARCHAL (P.). — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Trichogrammes. *Ann. Epiph.*, **2**, 447-467, 1936.

MATTHEE (J. J.). — The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* WALK. *Union S. Afr., Depart. Agric.* (Locust. Res. Ser. nº 13), *Sci. Bull.*, **316**, 83 p., 1951.

MELLANBY (K.). — Diapause and metamorphosis of the Blowfly *Lucilia sericata* MEIG. *Parasitology*, **30**, 392-402., 1938.

MILLER (A.). — Embryonic membranes, yolk cells and morphogenesis of the stone fly *Pteronarcys proteus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **33**, 437-477, 1940.

MOSCONA (A.). — Blastokinesis and embryonic development in a Phasmid. *Experientia*, **6**, 425-426, 1950.

MURRAY (M. R.). — Secretion in the amitotic cells of the cricket egg follicle. *Biol. Bull.*, **50**, 210-228, 1926.

NELSEN (O. E.). — Life cycle, sex differentiation and testis development in *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera). *Journ. Morph. and Physiol.*, **51**, 467-526, 1931.

NORRIS (M. J.). — Reproduction in the African migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R and F) in relation to density and phase. *Anti-Locust Bull.*, nº 6, 50 p, 1950.

NORRIS (M. J.). — Reproduction in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.) in relation to density and phase. *Anti-Locust Bull.*, nº 13, 51 p., 1952.

PARKER (J. R.). — Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* SAUSS. and *Camnula pellucida* SENDDER, Orthoptera. *Univ. Montana Agric. Exp. Sta. Bull.*, nº 233, janv. 1930, 1-132, 1929-1930.

PHIPPS (J.). — The structure and maturation of the ovaries in British *Acrididae* (Orthoptera). *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 100, 223-247, 1949.

PHIPPS (J.). — The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* R and F. *Bull. Ent. Res.*, **40**, 241-243, 1950.

PLOTNIKOV (V. J.). — Some observations on the variability of *Locusta migratoria* L. in breeding experiments. *Bull. Ent. Res.*, **14**, 241-243, 1924.

PLOTNIKOV (V. J.). — *Locusta migratoria* L. und *L. danica* L. wie selbstständige Formen und ihre Abgeleiteten. (En russe avec résumé allemand.) *Uzbekstan Exp. Sta. Plant Prot. Tashkent*, 33 p., 1927.

PREBBLE (M. L.). — The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* HARTIG. I. Factors influencing the inception of diapause. *Canad. J. Res.* (*D*), **19**, 322 1941*a*.

PREBBLE (M. L.). — The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* HARTIG. II. The factors influencing the breaking of diapause. *Canad. J. Res.* (*D*), **19**, 323-346, 1941*b*.

PREBBLE (M. L.). — The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* HARTIG. III. Bioclimatic relations. *Canad. J. Res.* (*D*), **19**, 350-362, 1941*c*.

PREBBLE (M. L.). — The diapause and related phenomena in *Gylpinia polytoma* HARTIG. IV. Influence of food and diapause upon reproductive capacity. *Canad. J. Res.* (*D*), **19**, 417-436, 1941*d*.

RASPAIL (X.). — Observations complémentaires sur la ponte et les mœurs du Hanneton. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **9**, 331, 1896.

REAUMUR (M. de). — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. 1884.

REMAUDIÈRE (G.). - Sur l'existence en France d'une nouvelle sous-espèce de *Locusta migratoria* L. *C. R. Ac. Sci*, **225**, 1025-1026, 1947.

REMAUDIÈRE (G.) . — Sur la résistance des œufs de *Locusta migratoria gallica* REM. (phase grégaire) au froid et à l'immersion. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **27**, 25-34, 1948*a*.

REMAUDIÈRE (G.). — Contribution à l'étude des *Locusta migratoria* L., phase *solitaria* de la région de Palavas (Hérault). 1re partie. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **27**, 147-163, 1948*b*.

REMAUDIÈRE (G.). — Contribution à l'étude des *Locusta migratoria* phase *solitaria* de la région de Palavas (Hérault). 2e partie. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **27**, 220-235, 1948*c*.

ROTH (L. M.), WILLIS (E. R.). — Water content of Cockroach during embryogenesis in relation to oviposition behavior. *J. Exp. Zool.*, **128**, 489-510, 1955 *a*.

ROTH (L. M.), WILLIS (E. R.). — Water relations of Cockroach Oöthecae. *J. Ec. Ent.*, **48**, 33-36, 1955 *b*.

ROTH (L. M.), WILLIS (E. R.). - Relation of water loss to the hatching of eggs from detached Oöthecae of *Blatella germanica* L. *J. Ec. Ent.*, **48**, 57-60, 1955 *c*.

ROEHRICH (R.). — Sur l'absence de diapause embryonnaire chez certains individus de *Locusta migratoria* L. dans les Landes de Gascogne. *C. R. Ac. Sci.*, **227**, 1116-1117, 1948.

ROONWAL (M. L.). — Studies of the embryology of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* R and F (Orthoptera Acrididae). I. Early development and new theory of multiphased castrulation. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **226**, (B), 391-421, 1936.

ROONWAL (M. L.). — Studies of the embryology of the African migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* R and F (*Orthoptera, Acrididae*). II. Organogeny. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **227**, (B), 174-247, 1937.

ROONWAL (M. L.). — The modifications during the growth and structure of the eggs of *Locusta migratoria migratoricides* R and F. *Bull. Ent. Res.*, **27**, 1-14, 1936.

ROUBAUD (E.). — Au sujet du problème Acridien en France, différences raciales évolutives entre les peuplements du Criquet migrateur (*Locusta migratoria gallica*) des Landes du Sud-Ouest et ceux de la région méditerranéenne. *C. R. Ac. Sci.*, **225**, 909-911, 1947.

SALT (R. W.). — Some effects of temperature on the production and elimination of diapause in the Wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* NORT. *Canad. J. Res.* (*D*), **25**, 66-86, 1947.

SALT (R. W.). — A key to embryological development of *Melanoplus bivittatus* SAY, *M. mexicanus mexicanus* SAUSS. and *M. packardii* SCUDDER. *Canad. J. Res.* (*D*), **27**, 233-235, 1949 *a*.

SALT (R. W.). — Water uptake in eggs of *Melanoplus bivittatus* SAY. *Canad. J. Res.* (*D*), **27**, 236-242, 1949 *b*.

SALT (R. W.). — Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus* SAY. *Canad. J. Zool.*, **30**, 55-82, 1952.

SALT (R. W.). — The influence of food on cold hardiness of insects. *Canad. Ent.*, **85**, 261-269, 1953.

SCHMEIDER (R. G.). — The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* ASHM. and the determining factors involved in their production (*Hymenoptera Chalcidoidea, Eulophidae*). *Biol. Bull.*, **65**, 338, 1933.

SCHNEIDER (F.). — Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und diapause rauberischer Schwebfliegen (*Syrphidae*, Dipt.). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **21**, 249-285, 1948.

SCHNEIDER (F.). — Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* GRAV. (Hym. Ichneum.) in uni-, oligo- und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapause-larven durch *Diplazon pectoratorius* GRAV. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **23**, 155-194, 1950.

SCHNEIDER (F.). — Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphiden larven und ihren Parasiten. *Zeit. Angew. Ent.*, **33**, 150-162, 1951.

SCHNEIDERMAN (H. A.) and WILLIAMS (C. M.). — The physiology of insect diapause. VII. The respiratory metabolism of *Cecropia* silkworm during diapause and metamorphosis. *Biol. Bull.*, **105**, 320-334, 1953.

SCHNEIDERMAN (H. A.) and WILLIAMS (C. M.). — The physiology of insect diapause. VIII. Qualitative changes in the metabolism of the Cecropia Silkworm during diapause and development. *Biol. Bull.*, **106**, 210-229, 1954.

SELLIER (R.). — *Locusta migratoria* L. en Bretagne. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **52**, 152-155, 1947.

SELLIER (R.). — L'évolution morphologique de *Locusta migratoria* L. dans la région armoricaine. *Arch. Zool. Exp. Gener.*, **85**, 199-207, 1948.

SHULOV (A.). — The role of water in development of eggs of *Acrididae*. *XIV*e *Intern. Zool. Congr. Copenhagen*, 1953.

SLIFER (E. H.). – Insect development. II. Mitotic activity in the grasshopper embryo. *J. Morph.*, **51**, 613-168, 1931.

SLIFER (E. H.). — Insect development. III. Blastokinesis in the living grasshopper egg. *Biol. Zentralbl.*, **111**, 224-229, 1932 *a*.

SLIFER (E. H.). — Insect development. IV. External morphology of the grasshopper embryos of known age and with known temperature history. *J. Morph.*, **53**, 1-22, 1932 *b*.

SLIFER (E. H.). — The origin and fate of the membranes surrounding the grasshopper egg ; together with some experiments on the source of the hatching enzyme. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **79**, 493-506, 1937.

SLIFER (E. H.). — The formation and structure of a special water-absorbing area in the membranes covering the grasshopper egg. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **80**, 437-457, 1938 *a*.

SLIFER (E. H.). — A cytological study of the pleuropodia of *Melanoplus differentialis* (*Orthoptera Acrididae*) which furnishes new evidence that they produce the hatching enzyme. *J. Morph.*, **63**, 181-205, 1938 *b*.

SLIFER (E. H.). — The effects of Xylol and other solvents on diapause in the grasshopper egg ; together with a possible explanation for the action of these agents. *J. Exp. Zool.*, **102**, 333-356, 1946.

SLIFER (E. H.). – A simplified procedure for breaking diapause in grasshopper eggs. *Science*, **107**, 152, 1948 *a*.

SLIFER (E. H.). — Isolation of a wax-like material from the shell of the grasshopper egg. *Discussion of the Faraday Society*, nº 3, 1948*b*.

SLIFER (E. H.). — A microscopical study of the hydropyle and hygropyle cells in the developping egg of the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Journ. Morph.*, **87**, 239-271, 1950.

SOLODOVNIKOVA (O. I.). — Cycle de développement du corps adipeux et son rapport avec la fécondité chez *Aedes maculipennis*, *A. superpictus*, *A. urcanus*. *Zool. Zhurn.*, **29**, 1950.

SQUIRE (F. A.). — Observations on the larval diapause of the Pink Bollworm, *Platyedra gossypiella* SAUND. *Bull. Ent. Res.*, **30**, 475-482, 1939.

SQUIRE (F. A.). — On the nature and origin of the diapause in *Platyedra gossypiella* SAUND. *Bull. Ent. Res.*, **31**, 1-6, 1940.

STEELE (H. V.). — Some observations on the embryonic development of *Austroicetes cruciata* in the field. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **65**, 329-332, 1941.

STEINBERG (D. M.) et KAMENSKY (S. A.). — Les prémisses écologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. (Lep. *Pyralidae*). *Biol. Bull.*, **70**, 154-183, 1936.

STERN (C.). — The prospective significance of imaginal discs in *Drosophila*. *Journ. Morph.*, **67**, 107-122, 1940.

STRELNIKOV (I.). — Wassemmsatz und Diapause bei *Loxostege sticticalis*. *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.* (*N.* S.), **1**, 261-271, 1936.

TAHMISIAN (H.). — The occurence of mitosis in diapause and post-diapause embryos of *Melanoplus differentialis*. *Anat. Record. Suppl.*, 72-100, 1938.

TANAKA (Y.). — Maternal inheritance in *Bombyx mori*. *Genetics*, **9**, 479-483, 1924.

TANAKA (Y.). — Effect of day length on hibernation of the Chinese Oak Silkworm (en japonais). *Agric. Hort.* (*Nogyo oyobi Engei*), **19**, nº 9, 1944.

TANAKA (Y.). — Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussar-silkworm. I. (en japonais). *J. Seric. Sci. Japan*, **19**, 358, 1950 *a*.

TANAKA (Y.). — Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussar-silkworm. II. (en japonais). *J. Seric. Sci. Japan*, **19**, 429, 1950 *b*.

TANAKA (Y.). — Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussar silkworm. III. (en japonais). *J. Seric. Sci. Japan*, **19**, 580, 1950 *c*.

TANAKA (Y.). — Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussar-silkworm. V. (en japonais). *J. Seric. Sci. Japan*, **20**, 132, 1951 *a*.

TANAKA (Y.). — Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussar-silkworm en japonais). *J. Seric. Sci. Japan*, **20**, 191, 1951 *b*.

TANAKA (Y.). — Genetics of the silkworm, *Bombyx mori*. *Advanc. Genet.*, **5**, 239-317, 1953.

TIEGS (O. W.). — The « dorsal organ » of Collembolan embryos. *Quart. J. Microsc. Sci.* (N. S.), **83**. 153-170, 1942 *a*.

TIEGS (O. W.). — The « dorsal organ » of the embryo of *Campodea*. *Quart. J. Microsc. Sci.* (N. S.), **84**, 35-47, 1942 *b*.

TULESCHKOV (K.). — Ueber Ursachen der Uberwinterung der *Lymantria dispar*, und anderen Lymantriiden im Eistadium. *Z. Angew. Ent.*, **22**, 97-117, 1935.

UMBRETT (W. W.), BURRIS (R. H.), STAUFFER (J. F.). — Manometric technic and tissue metabolism. Burgess Publ. Cº., 1951.

UMEYA (Y.). — Experiments on ovarian transplants and blood transfusions with special reference to alternation of voltinism in the Silkworm. *Bull. Seric. Exp. Sta. Chosen*, **1**, 1-26, 1926.

UVAROV (B. P.). — Recent Advances in Acridology. Anatomy and physiology of *Acrididae*. *Anti-Locust Bull.*, nº 1, 75 p., 1948.

UVAROV (B. P.) and HAMILTON (A. G.). — Phase variation and rate of development in the algerian race of the migratory Locust (*Locusta migratoria* L.). *Bull. Ent. Res.*, **27**, 87-90, 1936.

VERSON (E.). — Il filugellae l'arte di governarlo. Soc. editrice libraria, Milano. 1917.

VOLKONSKY (M. T.). — Rearing Locusts in captivity. *Bull. Ent. Res.*, **34**, 253-256, 1943.

WALOFF (Z. V.). — The distribution and migration of Locusta in Europe. *Bull. Ent. Res.*, **31**, 211-246, 1940.

WAY (M. J.) and HOPKINS (B. A.). — The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. *J. Exp. Biol.*, **27**, 365-376, 1950.

WHEELER (W. M.). — Contribution to insect embryology. *J. morph.*, 8. 1-160, 1893.

WIGGLESWORTH (V. B.). — The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II. Factors controlling moulting and metamorphosis. *Quart. J. Micr. Sci.*, **77**, 191-222, 1934.

WIGGLESWORTH (V. B.). — The function of the *corpus allatum* in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. sci.*, **79**, 91-121, 1936.

WIGGLESWORTH (V. B.). — The functions of the *corpus allatum* in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. Exp. Biol.*, **25**, 1-14, 1948.

WIGGLESWORTH (V. B.). — The principles of insect physiology. 4th ed., Methuen, London, p. 434-516, 1950.

WILDE (J. de). — Het experimenteel beinloeden van het verloop der generaties bij de Coloradokever (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). *Bijdr. Dierk.*, **28**, 543, 1934.

WILDE (J. de). — Provisional analysis of the imaginal diapause in an insect (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). *Acta physiol. pharm. néerl.*, 3, 1953.

WILDE (J. de). — The significance of the photoperiod for the occurence of the diapause in the adult, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. Communic. before the International Congress of Forsbiology, Amsterdam, aug. 27, 1954 *a*.

WILDE (J. de). — Aspects of diapause in adult insects with special regard to the Colorado Beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. *Arch. néerl. Zool.*, **10**, 375-385, 1954*b*.

WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause : the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.*, **90**, 234-243. 1946.

WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause. II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant Silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.*, **93**, 90-98.

WILLIAMS (C. M.). — Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of insects. *Growth Symp.*, **12**, 61, 1948.

WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the cecropia silkworm. *Biol. Bull.*, **103**, 120-138, 1952*a*.

WILLIAMS (C. M.). — Morphogenesis in the metamorphosis of insects. *Harvey Lecture*, 1951-2, 1952*b*.

WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause. X. An endocrine mechanism for the influence of temperature of the diapausing pupa of the Cecropia Silkworm. *Biol. Bull.*, **110**, 201-218, 1956.

YAKHIMOVICH (I. A.). — Changes in the environmental requirements of the Asiatic Locust during embryonic development (en russe). *Dokl. Akad. Nauk SSSR* (N. S.), **73**, 1105-1108, 1950.

ZAMBIN (I. M.). — The resistance to cold of the eggs of the migratory Locust (*Locusta migratoria* L.) (en russe avec résumé anglais). *Plant Protect.*, **19**, 48-55, 1939.

ZOLOTAREVSKY (B. N.). — Le criquet migrateur à Madagascar (*Locusta migratoria capito* SAUSS.) *Ann. Epiph.*, **4**, 185-235, 1929.

ZOLOTAREVSKY (B. N.). — Contribution à l'étude biologique du Criquet migrateur *L. migratoria capito* SAUSS. dans ses foyers permanents. *Ann. Epiph.*, **19**, 47-142, 1933.

JOHNSON (C. S.). — Eggs of *Notostira erratica* L. (*Hemiptera Capsidae*). *Trans. Soc. British Ent.*, **1**, 1-32, 1934.

SIEGLER (E. H.) and SIMANTON (F. L.). — The life history of codling moth in Maine. *U. S. D. A. Bull.*, nº 252, 80 p., 1915.

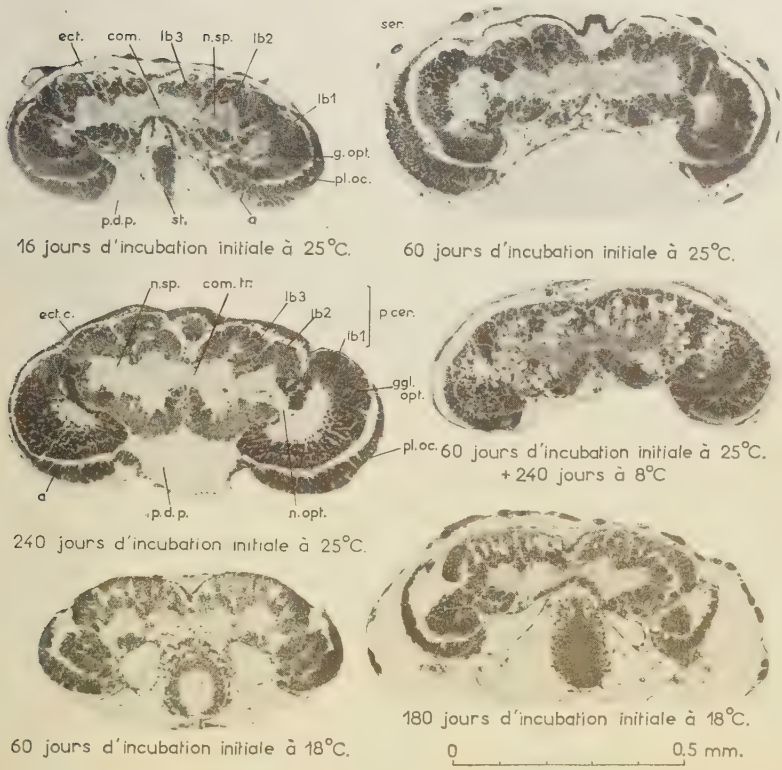
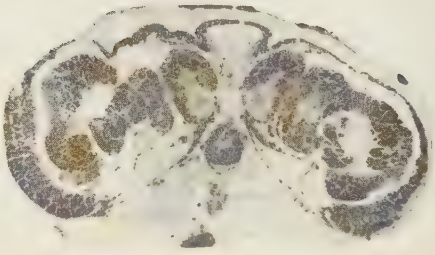


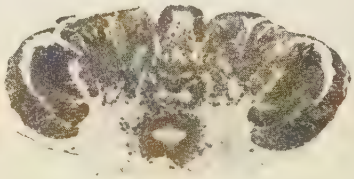
PLANCHE I. — Structures céphaliques observées au niveau des commissures transverses d'embryons en diapause d'âges différents.

16 jours d'incubation initiale à 25 °C.



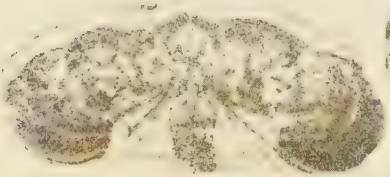
60 jours d'incubation initiale à 25 °C.

240 jours d'incubation initiale à 25 °C.

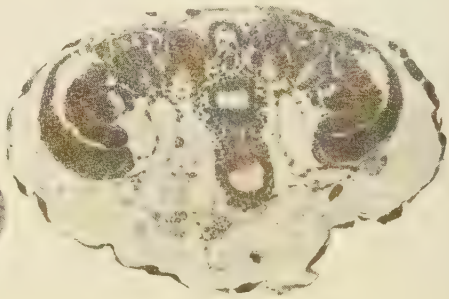


60 jours d'incubation initiale à 18 °C.

0 0,5 mm.

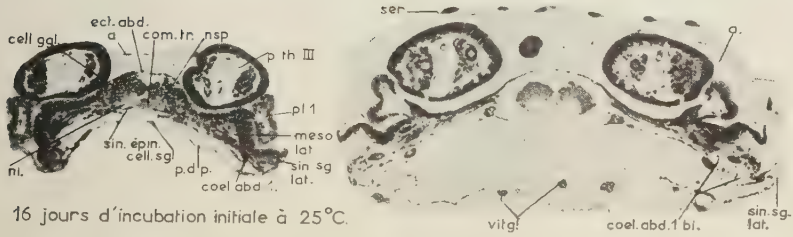


60 jours d'incubation initiale à 25 °C.
+ 240 jours à 8 °C.



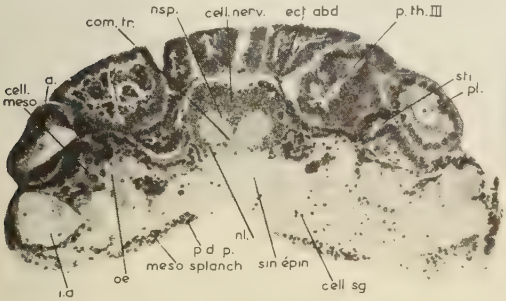
180 jours d'incubation initiale à 18 °C.

PLANCHE II. — Structures histologiques observées en coupe transversale au niveau du labre chez des embryons en diapause d'âges différents.

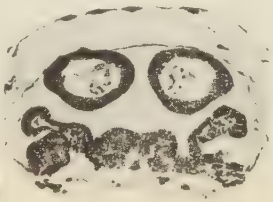


16 jours d'incubation initiale à 25°C.

60 jours d'incubation initiale à 25°C.



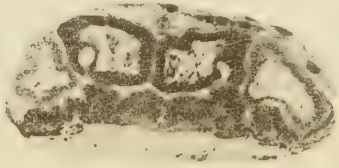
240 jours d'incubation initiale à 25°C.



60 jours d'incubation initiale à 18°C.

0 0,5 mm.

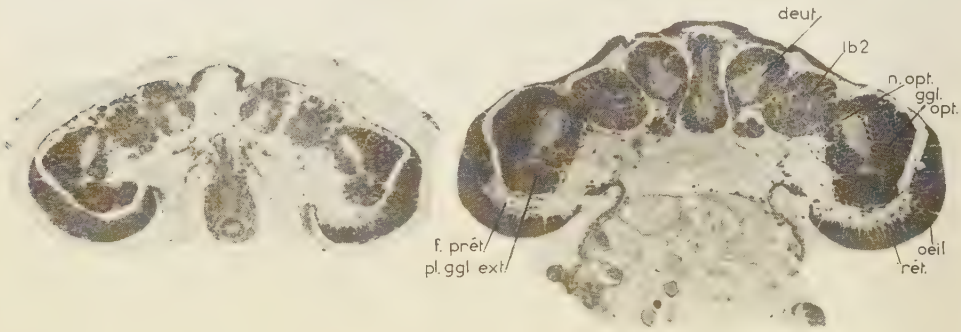
60 jours d'incubation initiale à 25°C. + 240 jours à 8°C.



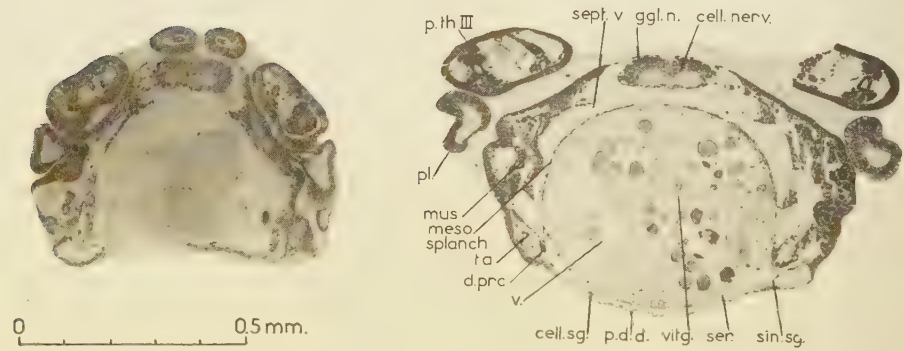
180 jours d'incubation initiale à 18°C.

PLANCHE III. — Structures histologiques observées en coupe transversale au niveau du 1er segment abdominal d'embryons en diapause d'âges différents.

Niveau des commissures transverses procéphaliques.



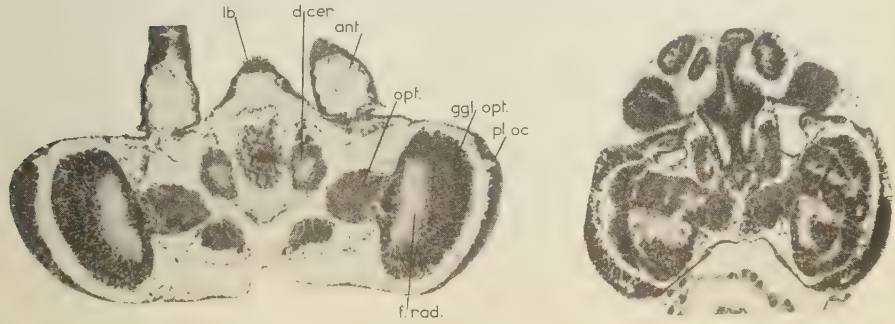
Niveau du deutocerebrum



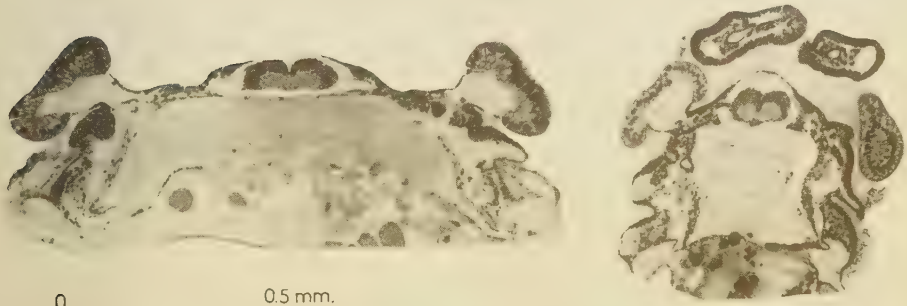
Niveau du premier segment abdominal

PLANCHE IV. — Croissance et organogenèse pendant la blastocinèse *sensu-stricto* : à gauche : coupes transversales d'embryons parvenus au stade fin *Anatrepsis* (fig. 4, pl. X et fig. C, pl. XI) ; à droite : coupes transversales d'embryons ayant terminé leur version au pôle postérieur de l'œuf (fig. 8 et 9, pl. X et fig. *f*, pl. XI).

Niveau des commissures transverses procéphaliques



Niveau du deutocerebrum



Niveau du premier segment abdominal

PLANCHE V. – Organogénèse observée à la suite d'une reprise incomplète du développement. A gauche : embryon bloqué au stade III *bis* (*Anatolica*) après 20 jours d'incubation complémentaire à 25°C. On note par rapport à une croissance normale (cf. pl. IV) la distension élevée du volume de l'embryon sans croissance ou différenciation du système nerveux à l'exception toutefois du protocerebrum. A droite : embryon ayant repris, toujours artificiellement, le développement normal de la séreuse, à effectuer sa version au pôle postérieur de l'œuf après incubation complémentaire à 25°C d'une durée de 20 jours. Il y a beaucoup de retard par la spécificité des structures entre le cas précédemment décrit et celui-ci, en dépit d'une position très différente de l'embryon dans l'œuf.

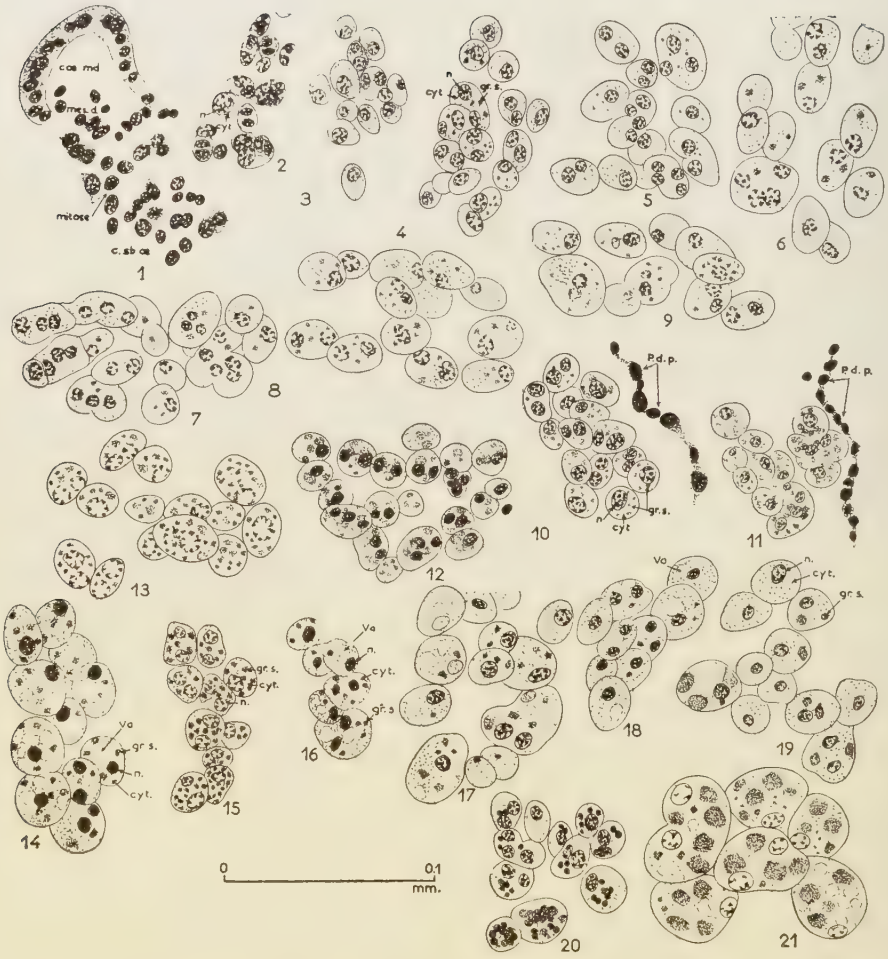


PLANCHE VI. — Évolution comparée des cellules du corps subœsophagien prélevé chez des embryons sans diapause incubés à 25°C pendant 4 jours (1), 6 jours (10), 7 jours (11), 8 jours (12), 9 jours (13), 12 jours (blastocinèse terminée) avec (21) ou sans (20) séjour de 5 mois à 8°C et chez des embryons à diapause soumis aux températures suivantes : — 6 jours (1), 7 jours (2), 9 jours (3), 10 jours (4), 11 jours (5), 13 jours (7), 16 jours (8), 20 jours (9) à 25°C. — 60 jours à 21°C (14). - 4 jours d'incubation complémentaire à 25°C avec reprise effective du développement embryonnaire et apparition des pulsations dorsales (15). — 60 jours (16) et 240 jours (17) d'exposition à 8°C après une incubation initiale à 25°C d'une durée de 60 jours. — 60 jours (18) et 120 jours (19) d'exposition à 8°C après une incubation initiale à 33°C d'une durée de 60 jours.

PLANCHE VII. — Évolution comparée des pleuropodes appartenant soit à des embryons sans diapause incubés à 25°C pendant 6 jours (1), 7 jours (2), 8 jours (3), 9 jours (4), soit à des embryons à diapause soumis aux températures suivantes : — 11 jours (5), 12 jours (6), 13 jours (7), 16 jours (8), 20 jours (9) à 25°C. — 60 jours à 21°C (10). — 4 jours d'incubation complémentaire à 25°C avec reprise effective du développement embryonnaire et apparition des pulsations (11). — 60 jours (12) et 240 jours (13) d'exposition à 8°C après une incubation initiale à 25°C d'une durée de 60 jours. — 60 jours (14) et 120 jours (15) d'exposition à 8°C après une incubation initiale à 33°C d'une durée de 60 jours.

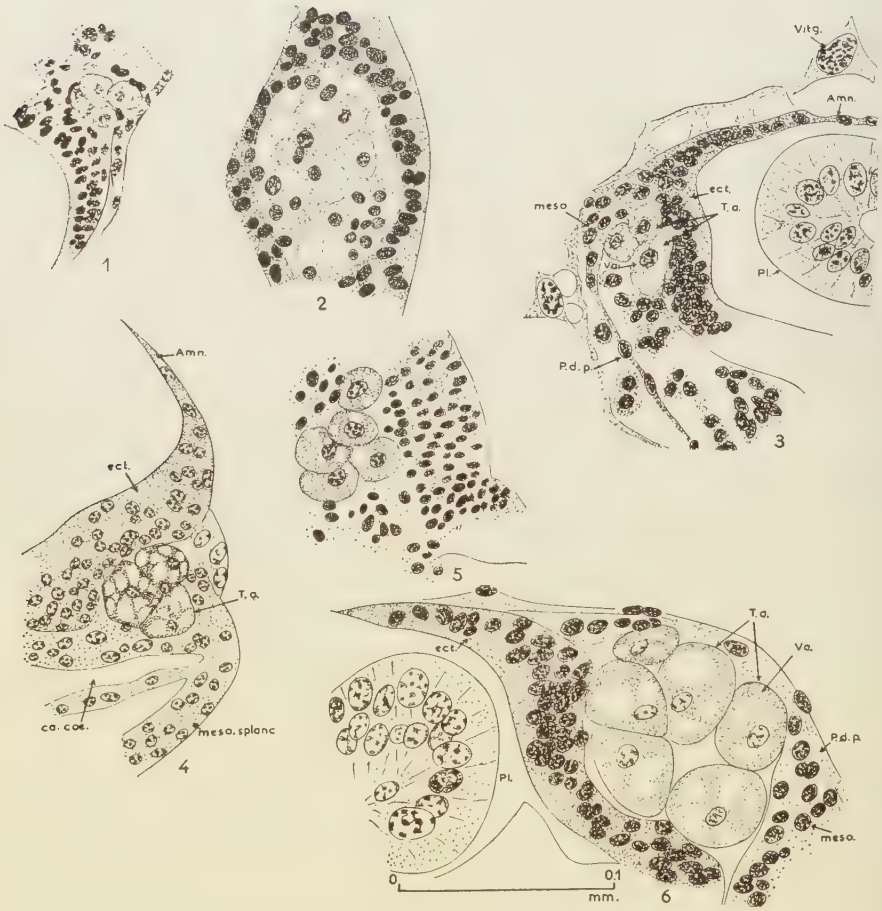
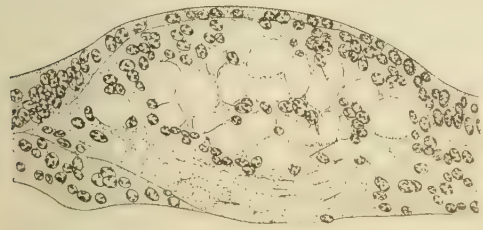


PLANCHE VIII. — Différents types de structure du tissu adipeux latéral observés en fonction de la condition thermique ambiante. (1) Embryon pris au 4e jour de son développement post-diapause. (2) Embryon ayant terminé sa blastocinèse. Un séjour consécutif de 5 mois à 8°C ne provoque aucune involution particulière. (3) et (4) Embryons placés respectivement 60 jours et 240 jours à 8°C après une incubation initiale à 25°C d'une durée de 60 jours. (5) et (6) Embryons placés respectivement 60 jours et 120 jours à 8°C après une incubation initiale à 33°C d'une durée de 60 jours.

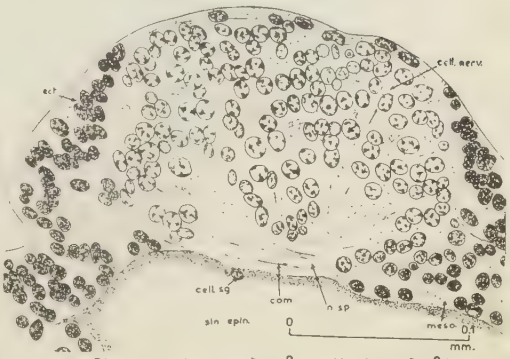
Diapause : 60 jours à 33°C. + 60 jours à 8°C

Diapause : 60 jours à 25°C. + 60 jours à 8°C.

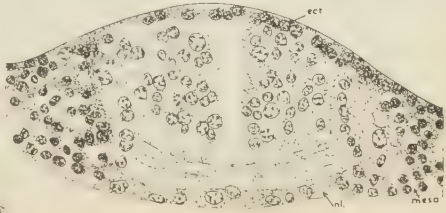
Diapause : 60 jours à 25°C + 120 jours à 8°C



Diapause : 60 jours à 25°C. + 240 jours à 8°C.

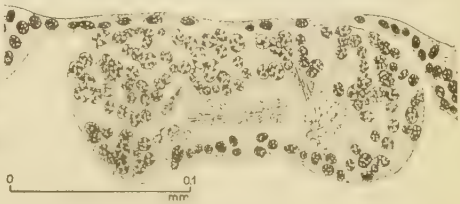


Diapause : 60 jours à 33°C. + 120 jours à 8°C.



Diapause : 60 jours à 21°C.

Post diapause 4 jours à 25°C. fin Anatrepsis



Post diapause : Blastocinèse terminée *sensu stricto*

PLANCHE IX. — Modifications histologiques observées au sein du 1er ganglion nerveux abdominal en fonction de la condition thermique ambiante.

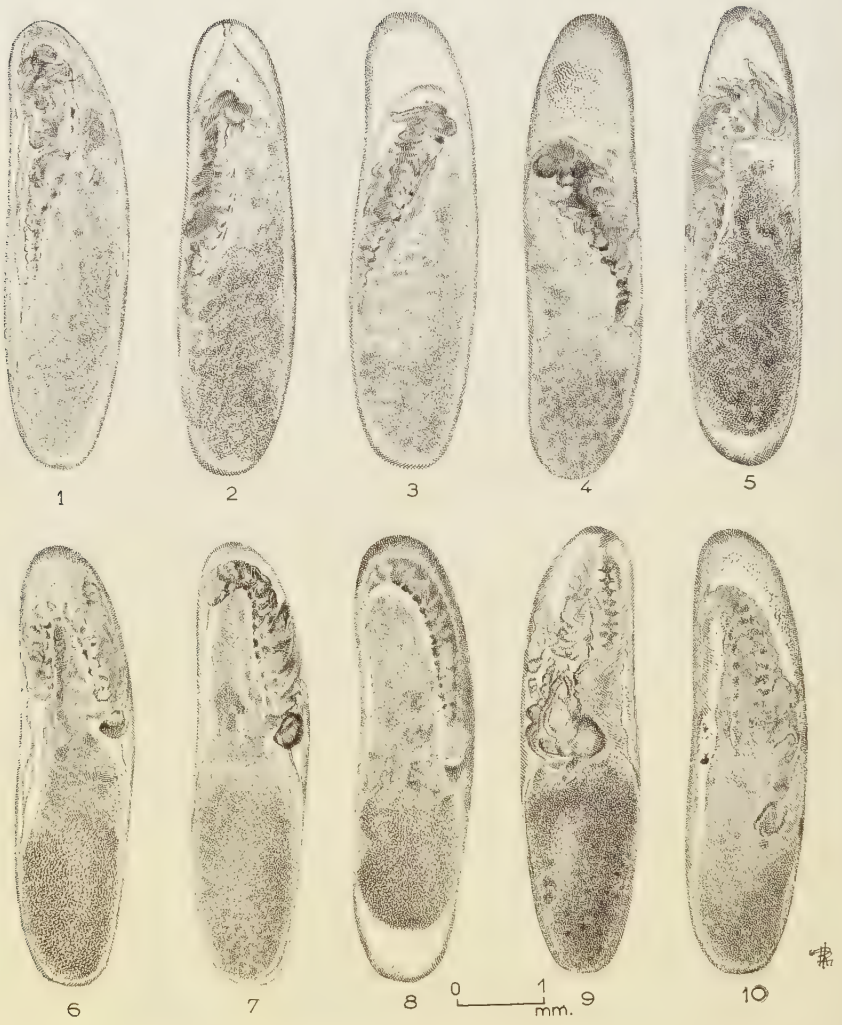


PLANCHE X. — Reprise du développement de l'œuf de *Locusta migratoria gallica* REM. à la suite d'un traitement réactivant approprié. On remarque le décollement de la séreuse (1), la formation de la trabécule (2), le stade in *Anatrepsis* (3), le début du retournement de l'embryon dans l'œuf (4). Les dernières images développent le phénomène de la blastocinèse *sensu stricto*.

PLANCHE XI. — Évolution de la morphologie externe et croissance de l'embryon consécutives à la reprise du développement (a, b, c) puis pendant la phase larvaire stricte (d, e, f). En se référant à la planche X, la correspondance s'établit comme suit: a = 1, b = 2, c = 4, d = 5, e = 6, f = 8 et 9

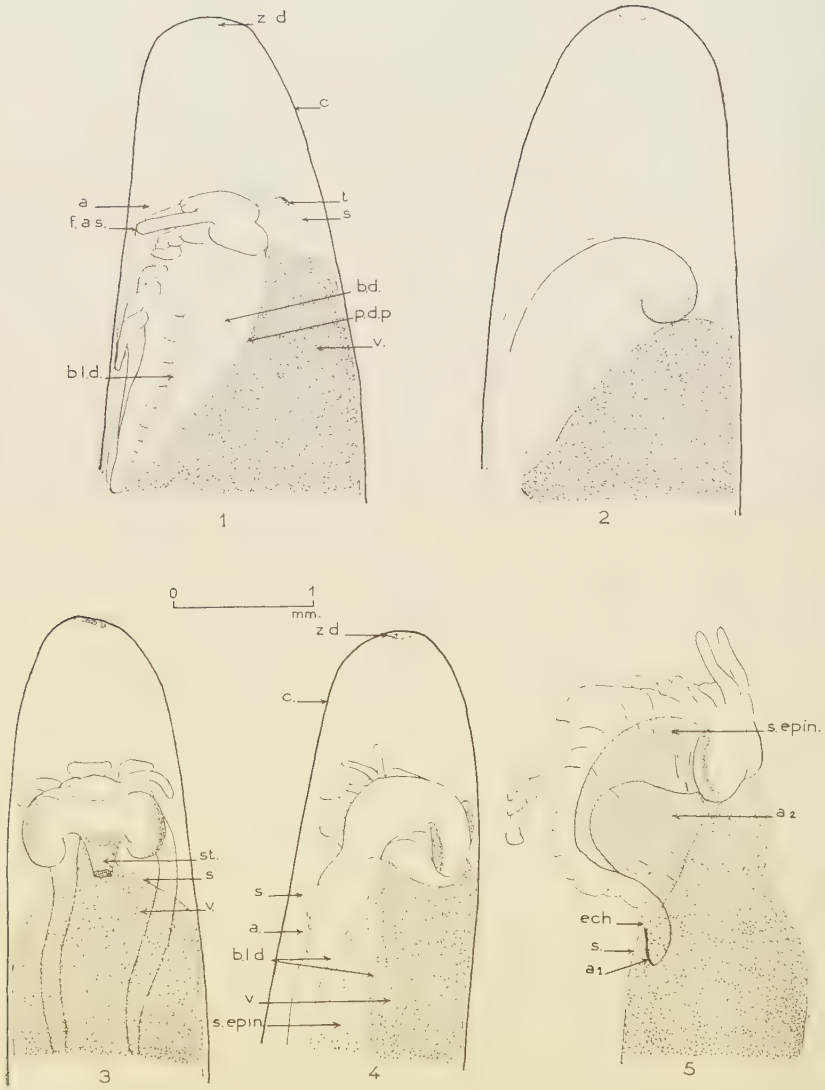


Planche XII. — Destinée des membranes extra-embryonnaires au cours du phénomène de la blastocinèse.

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR L'EXPLICATION DES FIGURES

a_1, a_2, etc. a_8	Évaginations abdominales (pleuropodes).
abd.	abdomen.
am, am_1, am_2	amnios.
ant.	antenne.
b. d.	boursouflure dorsale.
b. l. d.	bord latéro-dorsal.
c.	cuticule.
cav. coel.	cavité coelomique.
cell. glg.	cellule ganglionnaire.
cell. meso.	cellule mesodermique.
cell. nerv.	cellule nerveuse.
cell. sg.	cellule du sang.
coel. abd. I.	premier coelome abdominal.
com.	commissures.
c. sb. oe.	corps sub-œsophagien.
cyt.	cytoplasme.
d. cer. deu.	deutocerebrum.
d. prc.	diaphragme péricardial.
éch.	échancrure.
ect.	ectoblaste.
ect. lat.	ectoblaste latéral.
f. a. s.	fusion amnios séreuse.
ggl. n.	ganglion nerveux.
ggl. opt.	ganglion optique.
gr. s.	grain de sécrétion.
Ib_1, Ib_2, Ib_3	Lobes du protocerebrum.
Ib. opt.	Lobe optique.
I, Ibr.	labre.
md.	mandibule.
meso.	mesoblaste.
meso. d.	mesoblaste dorsal.
meso. lat.	mesoblaste latéral.
meso. splanch.	mesoblaste splanchnique.
meso. v.	mesoblaste ventral.
mesy.	mesenchyme.
mus.	muscles.
mx_1, mx_2	maxilles 1re et 2e paires.
n.	noyau.
nl.	neurilemne.
n. opt.	nerf optique.
n. sp.	neurospongium.
œ.	œnocyte.
opt.	opticon.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppler, PARIS. Tél. : Kléber 23-04, 23-20, 23-21.
Directeur : H. FERRU

Conseil Supérieur de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Ministre de l'Agriculture.
Vice-Président..... M. le Professeur LEMOIGNE, membre de l'Institut.

Comité Permanent de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Professeur LEMOIGNE.
Membres..... MM. les Professeurs BRESSOU, TERROINE, LHÉRITIER.
Le Directeur de l'Institut National de la Recherche Agronomique,
L'Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
Les Directeurs centraux de Recherches.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique.

Série A. — *Agronomie :* M. BOISCHOT, Directeur de la Station centrale d'Agronomie.

Série A *bis*. — *Physiologie végétale :* M. COÏC, Directeur de la Station centrale de Physiologie végétale.

Série B. — *Amélioration des Plantes :* M. MAYER, Directeur de la Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes.

Série C. — *Épiphyties :* M. DARPOUX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale,
M. TROUVELOT, Directeur de la Station centrale de Zoologie agricole,
M. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Série C *bis*. — *Abeille :* M. CHAUVIN, Directeur de la Station centrale de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette.

Série D. — *Zootechnie :* M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
M. A.-M. LEROY, Professeur à l'Institut National Agronomique.

Série E. — *Technologie agricole :* M. FLANZY, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits végétaux,
M. MOCQUOT, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits animaux.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :
149, rue de Grenelle, PARIS. Tél. INV. 98-57.

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1959

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
SÉRIE A. — AGRONOMIE	4.000	4.600	800
SÉRIE A *bis*. — PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE	1.500	1.900	500
SÉRIE B. — AMÉLIORATION DES PLANTES	2.600	3.000	800
SÉRIE C. — ÉPIPHYTIES	2.600	3.000	800
SÉRIE C *bis*. — ABEILLE	1.800	2.100	600
SÉRIE D. — ZOOTECHNIE	1.800	2.100	600
SÉRIE E. — TECHNOLOGIE	2.600	3.000	800

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 40 fr. en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements doivent être adressées au Régisseur des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, 149, rue de Grenelle - PARIS-7e. C.C.P. : PARIS, 9064-43. Elles peuvent être également souscrites par l'intermédiaire de libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

LE BERRE (J.-R.). — Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire 101

X 909.123